

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JULIANA MARA PADILHA

ESTIMATIVA DO INÍCIO DA MATURIDADE SEXUAL MORFOLÓGICA,
DIMORFISMO SEXUAL E TRAJETÓRIA ONTOGENÉTICA DE
Trichodactylus fluviatilis LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA,
TRICHODACTYLIDAE) OCORRENTE NO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO
ALTO IGUAÇU, PR

CURITIBA

2019

JULIANA MARA PADILHA

ESTIMATIVA DO INÍCIO DA MATURIDADE SEXUAL MORFOLÓGICA,
DIMORFISMO SEXUAL E TRAJETÓRIA ONTOGENÉTICA DE
Trichodactylus fluviatilis LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA,
TRICHODACTYLIDAE) OCORRENTE NO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO
ALTO IGUAÇU, PR

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia.

Orientadora: Dra. Setuko Masunari

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Dulce Maria Bieniara – CRB/9-931)

Padilha, Juliana Mara

Estimativa do início da maturidade sexual morfológica, dimorfismo sexual e trajetória ontogenética de *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) ocorrente no Rio da Várzea, Bacia do Alto Iguaçu, PR. / Juliana Mara Padilha. – Curitiba, 2019.
68 p.: il.

Orientadora: Setuko Masunari

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Alometria 2. Morfologia (Animais) 3. Crescimento e desenvolvimento
4. Caranguejo – Paraná I. Título II. Masunari, Setuko III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20. ed.) 595.3842



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA -
40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de JULIANA MARA PADILHA intitulada: **ESTIMATIVA DO INÍCIO DA MATURIDADE SEXUAL MORFOLÓGICA, DIMORFISMO SEXUAL E TRAJETÓRIA ONTOGENÉTICA DE *Trichodactylus fluviatilis* LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA, TRICHODACTYLIDAE) OCORRENTE NO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO ALTO IGUAÇU, PR**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 28 de Junho de 2019.

SETUKO MASUNARI

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

ANDRÉ TREVISAN

Avaliador Externo (UAVRP)

JOSE MARCELO ROCHA ARANHA

Avaliador Interno (UFPR)

Dedico esse trabalho a minha família, que sempre me apoiou e me deu todo o amor, e principalmente ao meu filho, Caleb, que enche meus dias de alegria e me mostrou o que é ser verdadeiramente feliz.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha orientadora, Dr^a Setuko Masunari, por me aceitar como sua aluna e dedicar seu tempo a essa pesquisa, e principalmente por toda a ajuda e conhecimento que me transmitiu durante esses anos.

À Universidade Federal do Paraná e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, por oferecerem toda a infraestrutura necessária para a realização desse estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida.

Aos membros da banca, por aceitarem avaliar esse trabalho e contribuir para o aperfeiçoamento desta dissertação.

Aos meus colegas de laboratório, Ana Marta, Salise, Márcio, Karine, que me ajudaram tantas vezes nas coletas e/ou nas análises. À minha amiga Vanessa, por me acompanhar durante as suas férias nas coletas e me tratar tão bem na sua casa.

Ao Dr^o Murilo Zanetti Marochi, por toda a ajuda e por todos os ensinamentos que me passou durante a escrita do segundo capítulo.

Aos meus pais, Sandra e Glaucio, que sempre me apoiaram e me deram toda a estrutura para que hoje eu pudesse estar aqui, sem vocês na minha vida eu não seria nada. Aos meus irmãos, cunhadas, sobrinhos e avós, que são a melhor família que eu poderia ter.

Ao meu marido, David, por me ajudar sempre, nas coletas, na estatística, e em tudo que eu precisei, eu não conseguiria sem você. Obrigada por todo o carinho e compreensão que teve comigo durante todo esse tempo, porque eu sei que não foi fácil.

Ao meu filho, Caleb, por ter me acompanhado durante 9 meses nas coletas, nas idas ao laboratório, e agora, por continuar me acompanhando em tudo mais pertinho ainda, você é a razão pela qual tudo vale a pena.

Dedico esse trabalho àqueles que infelizmente me deixaram durante essa caminhada, meu avô, Clemente, um dos homens mais inteligentes que eu já conheci, e a minha filha de quatro patas, Ton-Ton, que durante 15 anos esteve comigo nos momentos mais importantes da minha vida. Minha saudade vai ser eterna, assim como o meu amor.

Obrigada a todos que de uma forma ou outra contribuíram para a realização desse trabalho. E principalmente, agradeço a Deus, por guiar minha vida até este momento, e ter me dado forças para concluir mais esta etapa da minha vida.

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos.”

Isaac Newton

RESUMO

Este estudo é composto por dois capítulos sobre a população de *Trichodactylus fluviatilis* proveniente do Rio Várzea, Bacia do Alto Iguaçu, Paraná. No primeiro capítulo, uma estimativa do tamanho do início da maturidade sexual morfológica (MSM) foi realizada. Todos os caranguejos foram medidos nas seguintes dimensões: largura (LC) e comprimento (CC) da carapaça, comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) nos machos e largura do abdômen (LA) nas fêmeas, na altura do quinto somito abdominal. Para a determinação do MSM, foi utilizado o software REGRANS. Um total de 230 caranguejos, 111 machos e 119 fêmeas, foi analisado. A LC dos machos variou de 2,5 a 33,43 mm, enquanto a das fêmeas, de 2,5 a 35,68 mm. Obteve-se apenas uma fêmea ovígera que mediu 23,93 mm LC. O ponto de inflexão no gráfico de dispersão PMAQ x LC ocorreu em 17,06 mm LC, indicando o início da MSM em machos, e em 17,00 mm LC no gráfico LA x LC para fêmeas. As relações das duas dimensões com a LC foram positivamente alométricas, que é um padrão entre os caranguejos braquiúros. O Capítulo 2 tratada descrição do dimorfismo sexual (DS) e da trajetória ontogenética (TO), ambas realizadas com morfometria geométrica. No estudo do DS, nove marcos anatômicos foram estabelecidos na superfície dorsal da carapaça de 30 machos adultos e 30 fêmeas adultas, e sete nos própodos de 21 machos e 21 fêmeas. Para a TO, foram utilizados 60 adultos e 37 juvenis. O SD foi analisado com Análise Discriminante para a variação da forma e, com teste t de Student para a do tamanho. Não houve DS no tamanho do centróide da carapaça, no entanto, houve diferenças significativas na forma, com as fêmeas apresentando a parte posterior da carapaça mais larga do que os machos. Houve DS tanto em tamanho quanto na forma do própodo do maior quelípodo, sendo o dos machos de maior tamanho, mais alto e mais curto do que o das fêmeas. O menor própodo também mostrou SD tanto no tamanho quanto na forma, sendo o dos machos com dedo mais robusto e, na forma, palma mais alta e com o plex direcionado para cima. A trajetória ontogenética de machos e fêmeas segue em direções divergentes, indicando que a variação da forma final dos adultos está relacionada às diferentes necessidades reprodutivas de cada sexo.

Palavras-chave: Alometria, variação morfológica, morfometria geométrica, desenvolvimento.

ABSTRACT

This study is composed of two chapters concerning to the population of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* living in Várzea River, Upper Iguaçu Basin, southern Brazil. In the first chapter, an estimate of the size of the onset of morphological sexual maturity (MSM) was carried out. All crabs were measured in the following dimensions: width (CW) and length (CL) of carapace, propod length of the major cheliped (PL) in males and abdomen width (AW) at the fifth abdominal somite in females. For the determination of MSM, the REGRANS software was used. A total of 230 crabs, 111 males and 119 females were analyzed. Males' CW ranged from 2.5 to 33.43 mm while females', from 2.5 to 35.68 mm. Only a ovigerous female was obtained that measured 23.93 mm CW. The inflection point in the PL x CW dispersion plot occurred at 17.06 mm CW, indicating the onset of MSM in males, and at 17.00 mm CW in the AW x CW plot for females. The relationships of the both dimensions with CW were positively allometric, that is a pattern among the brachyuran crab. Chapter 2 refers to a description of sexual dimorphism (SD) and ontogenetic trajectory, both performed using geometric morphometrics. For the study of SD, nine anatomical landmarks were established on the dorsal surface of the carapace of 30 adult males and 30 adult females, and seven in the propodus of 21 males and 21 females. For the ontogenetic trajectory (OT), 60 adult individuals and 37 juveniles were used. SD was analyzed through a Discriminant Analysis, for the variation of the shape, and through a Student's t- test for the variation in size. No SD was recorded in the centroid size of the carapace, however, there was significant difference in shape, with females presenting the posterior carapace wider than males. There was SD both in size and in the shape of the major propodus, with males having a more robust, higher and shorter propodus than females. The minor propodus also showed SD both in size and in shape, with males showing more robust finger than females and in shape, higher palm and plex directed upwards. The ontogenetic trajectory of males and females follows in divergent directions, indicating that the variation of the final form of adults is related to the different reproductive needs of each sex.

Keywords: Allometry, morphological variation, geometric morphometrics, development.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Fotografia dos locais de coleta sendo A) Rio das Antas e B) Rio Leão 27

Figura 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Gráficos de dispersão dos pontos empíricos da relação entre o comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) e a largura da carapaça (LC) de machos (A), ponto de inflexão = 17,06 mm LC; relação entre a largura do abdômen (LA) e a largura da carapaça (LC) de fêmeas (B), ponto de inflexão = 17 mm LC. Círculos negros representam juvenis e círculos vermelhos, adultos. 31

Figura 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Gráficos de dispersão da relação entre o comprimento da carapaça (CC) e largura da carapaça (LC) de machos (A) e fêmeas (B)..... 32

Figura 4. Relação entre a largura da carapaça no início da maturidade sexual morfológica e a respectiva largura máxima da carapaça das espécies de caranguejo de águas continentais. (A) machos; (B) fêmeas. 1) *Trichodactylus borellianus* (Williner et al., 2014); 2) *Potamon ibericum* (Biebernstein, 1808) (Parvisi et al., 2017); 3) *Trichodactylus petropolitanus* (Goldi, 1886) (Venâncio & Leme, 2010); 4) *Trichodactylus fluviatilis* (presente estudo); 5) *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853) (Pralon et al., 2019); 6) *Potamon elbursi* Pretzmann, 1962 (Kalate et al., 2018); 7) *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785) (Micheli et al., 1990; Spani & Scalici, 2016); 8) *Dilocarcinus agei* (Herrera et al., 2013); 9) *Eudaniela garmani* (Rathbun, 1905) (Rostant et al., 2008)..... 35

CAPÍTULO II

Figura 1. *Trichodactylus fluviatilis*. Posição dos marcos anatômicos estabelecidos na carapaça (A) e no própodo (B). A) 1 e 3: borda lateral do rostro; 2: extremidade da região protogástrica; 4 e 5: final das margens laterais dorsais; 6 e 7: final da margem posterior da carapaça; pontos distais da sutura da linha cardíaca. B) 1: ponta do pólex; 2: protusão na junta entre o própodo e o dáctilo; 3: fim da linha reta desenhada entre o ponto 2 e a base do dedo fixo; 4: ângulo menor da face de articulação entre o dáctilo e a palma; 5: segunda protusão na margem de articulação entre o própodo e o dáctilo; 6: base interior da articulação entre o carpo e o própodo; 7: base exterior da articulação entre o carpo e o própodo 44

Figura 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (barra espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho centroide da carapaça de machos e fêmeas. 46

Figura 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual na carapaça, cujas fêmeas (linha vermelha) mostraram a parte posterior da carapaça (marcos anatômicos 6 e 7) mais alargada do que os machos (linha preta), e estes, um rostro mais avançado anteriormente (1, 2 e 3). Magnificação de 5x..... 47

Figura 4. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha vertical pontilhada) do tamanho centroide do própodo do maior quelípodo dos machos e das fêmeas. 48

Figura 5. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual no própodo do maior quelípodo. Machos = própodo em preto; fêmeas = própodo em vermelho. Magnificação de 1x..... 49

Figura 6. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha vertical pontilhada) do tamanho centroide do própodo da menor quela dos machos e das fêmeas..... 50

Figura 7. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual no própodo do menor quelípodo, com fêmeas representadas pela linha vermelha e machos pela linha preta. Magnificação de 1x. 51

Figura 8. *Trichodactylus fluviatilis*. Alometria ontogenética da forma da carapaça de machos baseada na regressão multivariada dos componentes simétricos da forma sobre o logaritmo do tamanho do centroide 52

Figura 9. *Trichodactylus fluviatilis*. Alometria ontogenética da forma da carapaça de fêmeas baseada na regressão multivariada dos componentes simétricos da forma sobre o logaritmo do tamanho do centroide 52

Figura 10. *Trichodactylus fluviatilis*. Variação obtida na forma da carapaça entre juvenis (figura preta) e adultos (figura vermelha) de machos (A) e fêmeas (B). Magnificação de 2x..... 53

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1. *Trichodactylus fluviatilis*. Variação em mm das medidas morfométricas dos caranguejos obtidos. LC= largura da carapaça; CC= comprimento da carapaça; PMAQ= comprimento do própodo do maior quelípodo; LA= largura do abdômen 29

Tabela 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Estatística das relações entre as variáveis dependentes e a largura da carapaça (variável independente). CC, comprimento da carapaça; LC, largura da carapaça; LA, largura do abdômen; PMAQ, comprimento do própodo do maior quelípodo; MA, machos adultos; MJ, machos juvenis; FA, fêmeas adultas; FJ, fêmeas juvenis; N, número de indivíduos; r^2 , coeficiente de determinação; T, teste t de Student..... 30

Tabela 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Comparação dos parâmetros das regressões lineares entre juvenis e adultos, baseada na análise de covariação (ANCOVA). PMAQ, comprimento do própodo do maior quelípodo; LA, largura do abdômen 30

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	16
REFERÊNCIAS.....	19
CAPÍTULO I. ESTIMATIVA DO TAMANHO DO INÍCIO DA MATURIDADE SEXUAL MORFOLÓGICA NA POPULAÇÃO DE <i>Trichodactylus fluviatilis</i> LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA, TRICHODACTYLIDAE) DO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO ALTO IGUAÇU, ESTADO DO PARANÁ	
RESUMO	22
ABSTRACT.....	23
1. INTRODUÇÃO	25
2. MATERIAIS E MÉTODOS	26
2.1. Descrição do local de coleta	26
2.2. Obtenção dos caranguejos	26
2.3. Medidas morfométricas e estatística	28
3. RESULTADOS.....	29
4. DISCUSSÃO	33
5. REFERÊNCIAS.....	36
CAPÍTULO II. DIMORFISMO SEXUAL E TRAJETÓRIA ONTOGENÉTICA EM <i>Trichodactylus fluviatilis</i> LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA, TRICHODACTYLIDAE) OCORRENTE NO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO ALTO IGUAÇU	
RESUMO	39
ABSTRACT.....	40
1. INTRODUÇÃO	41
2. MATERIAIS E MÉTODOS	42
2.1. Local de coleta	43
2.2. Morfometria geométrica	43
2.2.1. Dimorfismo sexual	43
2.2.2. Trajetória ontogenética.....	45
3. RESULTADOS.....	45
3.1. Dimorfismo sexual no tamanho e na forma da carapaça	45

3.2. Dimorfismo sexual no tamanho e na forma do própodo do maior quelípodo	47
3.3 Dimorfismo sexual no tamanho e na forma do própodo da menor quela.....	49
3.4. Trajetória ontogenética	51
4. DISCUSSÃO	53
5. REFERÊNCIAS.....	56
CONCLUSÕES FINAIS	60
REFERÊNCIAS GERAIS	62
APÊNDICE 1	68

INTRODUÇÃO GERAL

Existem atualmente mais de 6.700 espécies conhecidas de caranguejos braquiúros, das quais cerca de 1.300 são verdadeiramente continentais que são caracterizadas por completarem seu ciclo de vida independente do ambiente marinho (Yeo et al., 2008).

Dentre as famílias integralmente dulcícolas de caranguejos, Trichodactylidae é constituída por cerca de 50 espécies que estão distribuídas do sul do México até Argentina. No Brasil, ela está representada por 30 espécies pertencentes a 10 gêneros, e ocorrem em todas as bacias hidrográficas do território nacional, com exceção dos rios temporários do semiárido nordestino (Magalhães, 2016).

A maioria das espécies de Trichodactylidae está distribuída na região Amazônica, com mais de 60% de todas as espécies registradas no Brasil. Na região sul do país, o gênero *Trichodactylus*, está representado por três espécies: *T. dentatus*, *T. petropolitanus* e *T. fluviatilis* (Magalhães, 2016). No Estado do Paraná, num levantamento recente realizado na Coleção de Crustacea do Museu de História Natural do Capão da Imbuia, foi registrada a primeira ocorrência de *T. kensleyi*, aumentando a área de distribuição da espécie (dados não publicados). Portanto, neste estado, ocorrem quatro espécies do gênero *Trichodactylus*.

Magalhães (1991) observa que a identificação de *T. dentatus*, *T. fluviatilis* e *T. petropolitanus* é dificultada pela semelhança na morfologia externa que é bem preservada nesses animais e, também, pela variação intraespecífica de alguns caracteres utilizados na identificação das mesmas, o que é confirmado por Souza-Carvalho (2013), que afirma que os caracteres taxonômicos utilizados para identificar as espécies são muito variáveis, apesar de serem bem informativos para o grupo, como o formato do gonópodo. Outro estudo, a nível de família, que utilizou o esqueleto gástrico de 42 espécies para a realização de uma análise cladística, não foi capaz de resgatar a monofilia de Trichodactylidae, demonstrando que são necessários mais estudos para se definir as linhagens tanto intra como interespecíficas (Lima-Gomes, 2017).

Trichodactylus fluviatilis Latreille, 1828, objeto de estudo do presente projeto, possui uma ampla distribuição geográfica nas bacias da faixa leste da costa brasileira, coincidindo com a antiga extensão da Mata Atlântica, incluindo a Bacia do Alto Paraná (Mossolin & Mantelatto, 2008; Magalhães, 2003). Souza-Carvalho et al. (2017) realizaram uma análise molecular da espécie, na qual foi constatado que a mesma, na realidade, constitui um complexo composto de, no mínimo, quatro diferentes linhagens evolutivas.

Trichodactylus fluviatilis tem hábito noturno, habita riachos montanhosos e abriga-se em tocas nas margens dos rios e sob troncos e rochas no leito dos rios (Magalhães, 2003; Gomides et al., 2009). Essa espécie desempenha um papel fundamental como decompositora de matéria orgânica, como reportado por Segadilha & Silva-Soares (2015). Por outro lado, Chagas et al. (2009) relataram que há uma relação direta entre o acúmulo de alumínio e manganês em indivíduos da espécie com a quantidade dissolvida desses metais presente nas águas onde vivem, o que mostra que a espécie pode ser uma boa bioindicadora da poluição de ecossistemas por esses metais.

Em *T. fluviatilis*, existe um evidente dimorfismo sexual, com machos alcançando maiores tamanhos da quebra e fêmeas com uma maior largura do abdômen (Alarcon et al., 2002). Com relação à largura da carapaça, o dimorfismo sexual é variado: estudos em diferentes populações mostram que fêmeas podem apresentar maior largura da carapaça, ou machos podem atingir maior largura da carapaça ou ainda sem diferença estatística nesse quesito (Alarcon et al., 2002; Pescinelli et al., 2014; Lima et al., 2013).

Uma das técnicas que permite a visualização das variações morfológicas intraespecíficas de forma precisa é o método de Morfometria Geométrica, que consiste em um conjunto de técnicas baseadas na análise de estruturas reconhecidas através de marcos anatômicos. Ele está sendo largamente utilizado nos estudos de dimorfismo sexual e de trajetória ontogenética dos crustáceos, devido à facilidade em estabelecer tais marcos anatômicos nos detalhes morfológicos do seu exoesqueleto que é rígido (Klingenberg, 1996; Rosenberg, 1997; Rufino et al., 2004; Zelditch et al., 2004).

O estudo da maturidade sexual em caranguejos é importante, pois, permite estabelecer com que idade ou tamanho esses animais estão aptos a se reproduzir. A maturidade é marcada por uma série de mudanças morfológicas, fisiológicas e comportamentais, nas quais indivíduos antes considerados imaturos são agora capazes de transferir gametas (Hartnoll, 1969). Este estudo pode ser feito através da análise do crescimento relativo, pois, na puberdade dos caranguejos, certas dimensões como o comprimento da maior quela dos machos e largura do abdômen nas fêmeas crescem mais rapidamente do que a carapaça (Hartnoll, 1974).

O estudo do comprimento e largura da carapaça no qual atinge a maturidade sexual para o gênero *Trichodactylus* foi realizado apenas em duas espécies. Em *T. borellianus* ocorrente na Argentina, os machos atingem a maturidade sexual morfológica (MSM) com uma largura da carapaça (LC) de 6,6 mm e fêmeas com 6,9 mm (Williner et al., 2014). Por outro lado, para *T. fluviatilis* vivente nos rios do Estado de São Paulo, estes valores foram de 18 mm LC para ambos os sexos numa primeira população (Lima et al., 2013), e de 27,3 mm e 25,6 mm LC para machos e fêmeas, respectivamente numa outra população (Pescinelli et al., 2014). Em uma população do Estado da Bahia, a espécie atinge a MSM com LC de 9,05 mm para machos e 9,97 mm para fêmeas (Silva et al., 2014).

Estudos sobre o dimorfismo sexual utilizando técnicas de morfometria geométrica têm sido executados em diversas espécies de caranguejos (v. revisão em Marochi et al., 2016). Entretanto, para espécies de Trichodactylidae, esta técnica foi utilizada somente por Torres et al. (2014), para o estudo da relação entre a variação morfológica de *Zilchiopsis collastinensis* e *T. borellianus* e as condições hidrológicas de dois rios. Estes autores constataram que não houve diferença estatística significativa entre estes parâmetros, e concluíram que as populações de ambas as espécies se mantêm conectadas nos diferentes períodos hidrológicos.

Estudos recentes sobre trajetória ontogenética da forma da carapaça foram realizados por Marochi et al. (2018) com duas espécies de sesarmídeos, *Aratus pisonii* (H. Milne Edwards, 1837) e *Armases rubripes* (Rathbun, 1897), e por Adam et al. (2018) com *Aegla marginata* Bond-Buckup & Buckup, 1994, um

anomuro dulcícola. Para todas as espécies tratadas, houve diferença significativa na forma da carapaça, com uma tendência de estreitamento da parte anterior da carapaça acompanhando o desenvolvimento.

O presente estudo tem como objetivo um estudo descritivo sobre o dimorfismo sexual e sobre a trajetória ontogenética de uma população de *Trichodactylus fluviatilis* ocorrente no Rio da Várzea, Bacia do Alto Iguaçu, PR, utilizando a técnica da morfometria geométrica, e sobre o tamanho do início da MSM de machos e fêmeas da referida população, baseado no crescimento relativo de dimensões corpóreas relacionadas com a reprodução.

REFERÊNCIAS

- Adam, C. L., Marochi, M. Z. & Masunari, S. (2018) Ontogenetic shape changes and sexual dimorphism in *Aegla marginata* Bond-Buckup and Buckup, 1994. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 1521-1532.
- Alarcon, D. T., Leme, M. H. A. & Cobo, V. J. (2002). Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, northern coast of São Paulo state, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea*, 179-182.
- Chagas, G. C., Brossi-Garcia, A. L., Menegário, A. A., Franchi, M., Pião, A. C. S. & Govone, J. S. (2009). Use of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* to biomonitoring Al and Mn contamination in river water. *HOLOS Environment*, 9, 289.
- Gomides, S. C., Novelli, I. A., Santos, A. O., Brugiolo S. S. S., & Sousa, B. M. (2009). Novo registro altitudinal de *Trichodactylus fluviatilis* (Latreille, 1828) (Decapoda, Trichodactylidae) no Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 31, 327-330.
- Hartnoll, R. G. (1969). Mating in Brachyura. *Crustaceana*, 16, 161–181.
- Hartnoll, R. G. (1974). Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, 27, 131-136.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. & Slice, D. E. *Advances in morphometrics. Springer US*, 23-49.
- Lima, D. J. M., Cobo, V. J., Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. P., & Fransozo, V. (2013). Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab

Trichodactylus fluviatilis (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil.
Invertebrate Reproduction & Development, 57, 105-112

- Lima-Gomes, R. C. (2017). Análise filogenética dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) com base no estudo morfológico-anatômico do esqueleto gástrico. Tese de Doutorado, INPA, Manaus.
- Magalhães, C. (1991). Revisão taxonômica dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Magalhães, C. (2003). Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In MELO, G. A. S. (Ed.). Manual de identificação dos crustáceos decápodos de água doce do Brasil. 1. ed. São Paulo: *Loyola*, p. 143-287.
- Magalhães, C. (2016). Avaliação dos Caranguejos trichodactídeos (Decapoda: Trichodactylidae). In Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (Org.). Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Porto Alegre, RS: *Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC*, 466 p.
- Marochi, M. Z., Trevisan, A., Gomes, F. B. & Masunari, S. (2016). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia, Série Zoologia*, 106: e2016003.
- Marochi, M., Costa, M., Daldin Leite, R., Da Cruz, I. & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-14.
- Mossolin, E. C. & Mantelatto, F. L. (2008). Taxonomic and distributional results of a freshwater crab fauna survey (Family Trichodactylidae) on São Sebastião Island (Ilhabela), South Atlantic, Brazil. *Acta Limnologica Brasileira*, 20, 125-129.
- Pescinelli, R. A., Pantaleão, J. A. F., Davanso, T. M. & Caetano Costa, R. C. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) from west central São Paulo State, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58, 108-114.
- Rosenberg, M.S. (1997). Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 17, 52-59
- Rufino, M., Abelló, P. & Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans. *Italian Journal of Zoology*, 71, 79-83
- Segadilha, J. & Silva-Soares, T. (2015). Necrophagy on *Rhinella ornata* (Anura: Bufonidae) by the crab *Trichodactylus fluviatilis* (Crustacea: Trichodactylidae) in Atlantic Rainforest mountains of state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 8, 429-431.

- Silva, T. R., Rocha, S. S. & Costa-Neto, E. M. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia*, 31, 20–27.
- Souza-Carvalho, E. A. (2013). Variabilidade genética e morfológica em populações de *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura, Trichodactylidae). Dissertação de Mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.
- Souza-Carvalho, E. A., Magalhães, C. & Mantelatto, F. L. (2017). Molecular phylogeny of the *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura: Trichodactylidae) species complex. *Journal of Crustacean Biology*, 1–8.
- Torres, M. V., Collins, P. A., Giri, F. (2014). Morphological variation of freshwater crabs *Zilchiopsis collastinensis* and *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae) among localities from the middle Paraná River basin during different hydrological periods. *ZooKeys*, 457, 171–186.
- Williner, V., Torres, M. V., Carvalho, D. A., König, N. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys*, 457, 159–170.
- Yeo, D.C.J., Ng, P.K.L., Cumberlidge, N., Magalhães, C., Daniels, S.R. & Campos, M.R. (2008). A global assessment of freshwater crab diversity (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Hydrobiologia*, 595, 275–286.
- Zelditch, M. L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. E Fink, W. L. (2004). Geometric morphometrics for biologists - a primer. *Boston: Elsevier Academic Press*. 443 p.

CAPÍTULO I

ESTIMATIVA DO TAMANHO DO INÍCIO DA MATURIDADE
SEXUAL MORFOLÓGICA NA POPULAÇÃO DE *Trichodactylus*
fluviatilis LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA,
TRICHODACTYLIDAE) DO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO ALTO
IGUAÇU, ESTADO DO PARANÁ

RESUMO

O início da maturidade sexual morfológica (MSM) de uma população de caranguejos de águas continentais *Trichodactylus fluviatilis* da Bacia do Alto Iguaçu foi estimado com base no seu crescimento relativo. As coletas foram realizadas no Rio da Várzea, com armadilhas iscadas com fígado de galinha, armadas no riacho ao anoitecer e recolhidas na manhã seguinte, no período de outubro de 2017 a março de 2019, sem periodicidade. Os caranguejos foram medidos nas seguintes dimensões: largura (LC) e comprimento (CC) da carapaça, comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) nos machos e largura do abdômen (LA) na altura do quinto somito abdominal nas fêmeas. Para a determinação da MSM, foi utilizado o software REGRANS. Um total de 230 caranguejos foi analisado, 111 machos e 119 fêmeas. A LC dos machos variou de 7,39 mm a 33,43 mm, enquanto a das fêmeas, de 7,39 mm a 35,68 mm. Obteve-se apenas uma fêmea ovígera que mediu 23,93 mm LC. O ponto de inflexão no gráfico de dispersão PMAQ x LC ocorreu em 17,06 mm LC, indicando o início da MSM em machos, e em 17,00 mm LC no gráfico LA x LC para fêmeas. As relações das duas dimensões com a LC foram positivamente alométricas, indicando que essas dimensões crescem numa taxa maior que a LC. Este é um padrão comum entre os caranguejos braquiúros, que está relacionado à seleção sexual, onde os machos investem mais energia na produção de quelípodos maiores, enquanto as fêmeas, no alargamento do abdômen. A ausência de dimorfismo sexual no tamanho da carapaça de *T. fluviatilis* pode ser explicada como uma estratégia para favorecer a formação de casais em uma população. Outras populações de *T. fluviatilis* apresentaram valores divergentes para o início da MSM, o que indica que eles constituem características distintas para cada população, e não devem ser levados em consideração para descrever um padrão para a espécie. As dimensões usadas para determinar o início da MSM no presente estudo mostram que elas são adequadas para estimar o início da MSM tanto de caranguejos braquiúros marinhos como de águas continentais.

Palavras-chave: Maturidade sexual, caranguejos braquiúros, reprodução, desenvolvimento, alometria.

ABSTRACT

The onset of the morphological sexual maturity (MSM) of the population of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* from Alto Iguaçu Basin was estimated based on its relative growth. Crabs were obtained from Várzea River, with traps baited with chicken liver; they were set in the creek at dusk and collected in the following morning, from October 2017 to March 2019, without periodicity. All crabs were measured in the following dimensions: width (CW) and length (CL) of carapace, propod length of the major cheliped (PL) in males and abdomen width (AW) at the fifth abdominal somite in females. For the determination of MSM, the REGRANS software was used. A total of 230 crabs, 111 males and 119 females were analyzed. Males' CW ranged from 7.39 mm to 33.43 mm while females', from 7.39 mm to 35.68 mm. Only a ovigerous female was obtained that measured 23.93 mm CW. The inflection point in the PL x CW dispersion plot occurred at 17.06 mm CW, indicating the onset of MSM in males, and at 17.00 mm CW in the AW x CW plot for females. The relationships of the both dimensions with CW were positively allometric, indicating that these dimensions grow at a higher rate than CW. This is a common pattern among the brachyuran crabs, that is related to sexual selection, where males invest more energy in producing larger chelipeds, while females in widening the abdomen. The absence of sexual dimorphism in carapace size of *T. fluviatilis* can be explained as a strategy for favouring the formation of couples in the population. Other populations of *T. fluviatilis* presented divergent values for the onset of MSM, that indicate they are distinct characteristics of each population and should not be taken into account to describe a pattern for the species. The dimensions used to determine the onset of MSM in the present study show that they are suitable to estimate the onset of MSM of both marine and freshwater brachyuran crabs.

Key words: Sexual maturity, brachyuran crabs, reproduction, development, allometry.

1. INTRODUÇÃO

A maturidade sexual em caranguejos pode ser caracterizada por uma série de mudanças fisiológicas, comportamentais e morfológicas nas quais indivíduos antes imaturos são capazes de produzir e transferir gametas (Hartnoll, 1969), e a determinação do tamanho no qual as espécies alcançam essa maturidade sexual é importante para entender seus ciclos de vida (Hartnoll & Gould, 1988).

Essa transição pode ser observada através do crescimento relativo de caracteres sexuais secundários, como o própodo em machos e a largura do abdômen em fêmeas (Hartnoll, 1982), os quais crescem numa taxa mais alta do que as demais dimensões do corpo após a muda da puberdade. A referida transição indica, portanto, o início da maturidade sexual morfológica (MSM). Diversos estudos de crescimento relativo utilizaram essas dimensões, como Pinheiro & Hattori (2006) com o caranguejo-do-mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), Martins & Masunari (2013) com o chama-maré *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 e Marochi et al. (2018) com o caranguejo semi-terrestre *Armases rubripes* (Rathbun, 1897).

Além de *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828, somente *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Herrera et al., 2013) e *T. borellianus* Nobili, 1896 (Williner et al., 2014) tiveram o crescimento relativo estudado, dentre os representantes da família Trichodactylidae.

Para *T. fluviatilis*, espécie alvo desse trabalho, populações de diferentes regiões do Brasil apresentam diferentes valores para o início da MSM. Na população ocorrente em Ubatuba, SP, machos e fêmeas atingem a MSM com 18 mm de largura da carapaça (LC) (Lima et al., 2013), naquela proveniente do Rio Barreiro, SP, com 27,3 mm e 25,6 mm LC, respectivamente (Pescinelli et al. 2014) e na do riacho Velha Eugênia, Santa Terezinha, BA, com 9,05mm e 9,97 mm, respectivamente (Silva et al., 2014).

O presente estudo tem como objetivo determinar o tamanho do início da maturidade sexual morfológica de machos e fêmeas de uma população de *T. fluviatilis* ocorrente na sub-bacia do Rio da Várzea, no trecho que banha os

municípios de Mandirituba e Agudos do Sul, PR, através da análise do crescimento relativo das dimensões lineares corpóreas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Descrição do local de coleta

Os caranguejos *Trichodactylus fluviatilis* foram coletados em dois riachos afluentes do Rio da Várzea (S 25°18'29,2" W 048°10'15,9"), o qual, por sua vez, pertence à Bacia do Alto Rio Iguaçu, e que percorrem a zona rural dos municípios de Mandirituba e Agudos do Sul, na região metropolitana de Curitiba, PR.

O primeiro afluente é denominado popularmente de Rio Leão, localizado em Agudos do Sul, PR, com uma extensão em linha reta de aproximadamente 3 km desde a nascente até o deságue no Rio da Várzea, com uma largura média de 4 metros no ponto de coleta. O segundo afluente é denominado de Rio das Antas, e tem uma extensão aproximada em linha reta de 13 km da nascente até a desembocadura, com uma largura média de 6 metros no ponto de coleta, que ocorre, também, no Rio da Várzea; ele está localizado integralmente em Mandirituba, PR (Fig. 1).

Ambos os afluentes possuem vegetação em seu entorno. Os substratos nas nascentes são arenosos, possuindo uma superfície irregular de cascalhos, com presença de material orgânico, como troncos e folhas das árvores caídos e possuem substrato arenoso em geral. Já os pontos intermediários entre a nascente e a foz, de ambos os rios, possuem um substrato mais argiloso, com a presença de rochas de médio porte, uma correnteza mais veloz e matéria orgânica, sendo troncos e folhas em decomposição. Em ambos os rios foi detectada a presença de lixo doméstico, como garrafas de plástico, sacolas e pedaços de tecidos.

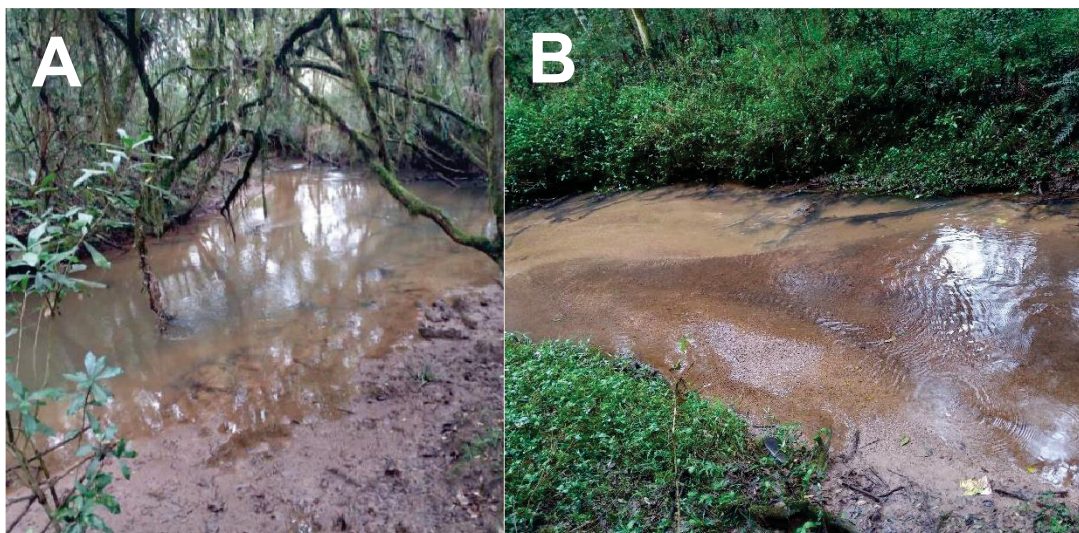


Figura 1. Fotografia dos locais de coleta sendo A) Rio das Antas e B) Rio Leão.

Os rios estudados estão inseridos no bioma Mata Atlântica, dentro do ecossistema de Floresta Ombrófila Mista. A região está localizada numa altitude média de 830 m, sendo o clima classificado como Cfb de acordo com a Köppen e Geiger (clima temperado, com verões amenos, sem estações secas e com geadas frequentes e severas); a temperatura média anual do ar é de 16,4 °C e a pluviosidade média anual é 1413 mm (Climate-Data.org, 2018).

As principais atividades antrópicas na área estão relacionadas com a agricultura e pecuária (IBGE, 2017), porém, não há saneamento básico nas zonas rurais, o que resulta em contaminações variadas dos rios e riachos da área, incluindo os do presente estudo.

2.2. Obtenção dos caranguejos

As coletas foram realizadas de outubro de 2017 a março de 2019, sem periodicidade. Os animais foram obtidos com o auxílio de quinze armadilhas do tipo covo iscadas com fígado de frango; elas foram submersas no riacho ao anoitecer e recolhidas na manhã seguinte, em cada dia de coleta.

Para abranger a maior amplitude possível de tamanho dos caranguejos, as coletas com armadilhas foram complementadas com a de rede surber e peneiras comuns, cujo esforço amostral foi de três pessoas prospectando o

ambiente durante duas horas. A amostragem com redes e peneiras é essencial para a captura de juvenis e fêmeas, uma vez que, somente machos e fêmeas de grande porte são capturadas nas armadilhas.

Após a captura, os caranguejos foram transportados até o Laboratório de Ecologia de Crustacea UFPR em uma caixa térmica com gelo e congelados individualmente em sacos plásticos. Este procedimento substituiu a fixação do material com produtos químicos como o formol. Um dia após o congelamento, os caranguejos foram triados, identificados e o sexo reconhecido de acordo com a presença de gonópodos nos machos e de ausência nas fêmeas. Após a tomada de medidas morfométricas, os animais foram conservados em álcool 75%.

2.3. Medidas morfométricas e estatística

Todos os caranguejos coletados foram medidos nas seguintes dimensões com auxílio de um microscópio digital (Dino-Lite Pro AM-413T) e paquímetro digital: largura (LC) e comprimento (CC) da carapaça em ambos os sexos, comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) em machos e largura do abdômen (LA) nas fêmeas, na altura do quinto somito abdominal. Estas dimensões foram escolhidas em função das mesmas constituírem caracteres sexuais secundários com importância nos processos reprodutivos (Hartnoll, 1974).

Para o cálculo do ponto de inflexão nos gráficos de dispersão foi utilizado o software REGRANS (Pezzuto, 1993), considerando a LC como variável independente, e as demais dimensões corpóreas como dependentes.

As mudanças de proporção das dimensões corpóreas em relação ao LC foram testadas através da equação alométrica linearizada $\log y = \log a + b \log x$, onde x é representado pela variável independente (LC) e y pelas variáveis dependentes (CC, PMAQ, LA). Para testar o coeficiente alométrico foi realizado um teste t de Student contra a hipótese nula de alometria ($b=1$). Uma análise de covariância (ANCOVA) dos dados transformados em log foi realizada para testar

a inclinação e o intercepto das retas nos gráficos de dispersão de juvenis e adultos, utilizando um intervalo de 95% de confiança.

3. RESULTADOS

Foram analisados 230 caranguejos, sendo 111 machos e 119 fêmeas. A largura da carapaça (LC) variou de 7,39 mm a 33,43 mm para machos e de 7,39 mm a 35,68 mm para fêmeas (Tabela 1). Adicionalmente, foram incluídos no gráfico de dispersão entre LC e CC 24 indivíduos juvenis indiferenciados, que tiveram sua LC variando de 2,50 mm a 4,30 mm e seu CC de 2,50 mm a 4,07.

Tabela 1. *Trichodactylus fluviatilis*. Variação em mm das medidas morfométricas dos caranguejos obtidos. LC= largura da carapaça; CC= comprimento da carapaça; PMAQ= comprimento do própodo do maior quelípodo; LA= largura do abdômen.

Dimensão	Machos		Fêmeas	
	Máximo (mm)	Mínimo (mm)	Máximo (mm)	Mínimo (mm)
LC	7,39	33,43	7,39	35,68
CC	6,90	29,89	6,90	32,74
PMAQ	3,99	40,85	-	-
LA	-	-	2,07	24,16

O ponto de inflexão no gráfico de dispersão dos pontos empíricos de PMAQ x LC ocorreu em 17,06 mm LC, indicando a estimativa do tamanho médio de largura da carapaça na qual a população tem início à maturidade sexual morfológica (MSM) dos machos; este ponto separou os valores correspondentes aos juvenis no lado esquerdo e os dos adultos no lado direito. Da mesma forma, o ponto de inflexão no gráfico de dispersão dos pontos empíricos das fêmeas ocorreu em 17,00 mm LC, separando as juvenis do lado esquerdo e as adultas do lado direito (Fig. 2). Uma única fêmea ovígera foi obtida durante esse estudo e mediu 23,93 mm LC, corroborando a validade da estimativa do início da MSM das fêmeas do presente estudo.

As relações das variáveis PMAQ e LA com LC foram positivamente alométricas para ambos os estágios de desenvolvimento de ambos os sexos, indicando que estas dimensões (PMAQ e LA) crescem numa taxa maior do que a LC (Tabela 2).

Tabela 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Estatística das relações entre as variáveis dependentes e a largura da carapaça (variável independente). CC, comprimento da carapaça; LC, largura da carapaça; LA, largura do abdômen; PMAQ, comprimento do própodo do maior quelípodo; MA, machos adultos; MJ, machos juvenis; FA, fêmeas adultas; FJ, fêmeas juvenis; N, número de indivíduos; r^2 , coeficiente de determinação; T, teste t de Student.

Dimensão	Sexo	N	Ponto de inflexão (mm LC)	Equação Linear ($\log Y = \log A + B \log X$)	r^2	T (B=1)	Alometria
CC	MA	87	13,11	$\log LC = -0,015 + 0,979 \log CC$	0,98	77,56	-
	MJ	24		$\log LC = 0,037 + 0,9174 \log CC$	0,94	20,21	-
	FA	27	10,16	$\log LC = -0,041 + 0,997 \log CC$	0,98	86,13	0
	FJ	92		$\log LC = 0,137 + 0,805 \log CC$	0,78	9,59	-
PMAQ	MA	81	17,06	$\log LC = -1,708 + 2,194 \log CQM$	0,92	31,55	+
	MJ	30		$\log LC = -0,287 + 1,027 \log CQM$	0,92	19,04	+
LA	FA	68	17	$\log LC = -1,003 + 1,575 \log LA$	0,91	27,15	+
	FJ	51		$\log LC = -0,797 + 1,354 \log LA$	0,85	16,79	+

Houve diferença significativa tanto no intercepto ($p < 0,0001$) quanto na inclinação ($p < 0,0001$) dos parâmetros das equações lineares ajustadas para machos de ambos os estágios na relação entre PMAQ x LC. Para fêmeas, a relação entre LA x LC também apresentou diferenças significativas no intercepto ($p < 0,0001$) e na inclinação ($p < 0,0001$) dos parâmetros das equações lineares ajustadas para juvenis e adultos (Tabela 3).

Tabela 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Comparação dos parâmetros das regressões lineares entre juvenis e adultos, baseada na análise de covariação (ANCOVA). PMAQ, comprimento do própodo do maior quelípodo; LA, largura do abdômen.

Sexo	Dimensão	F (a)	F (b)	p (a)	p (b)
M	PMAQ	133,238	549,733	<0,0001	<0,0001
F	LA	219,806	874,251	<0,0001	<0,0001

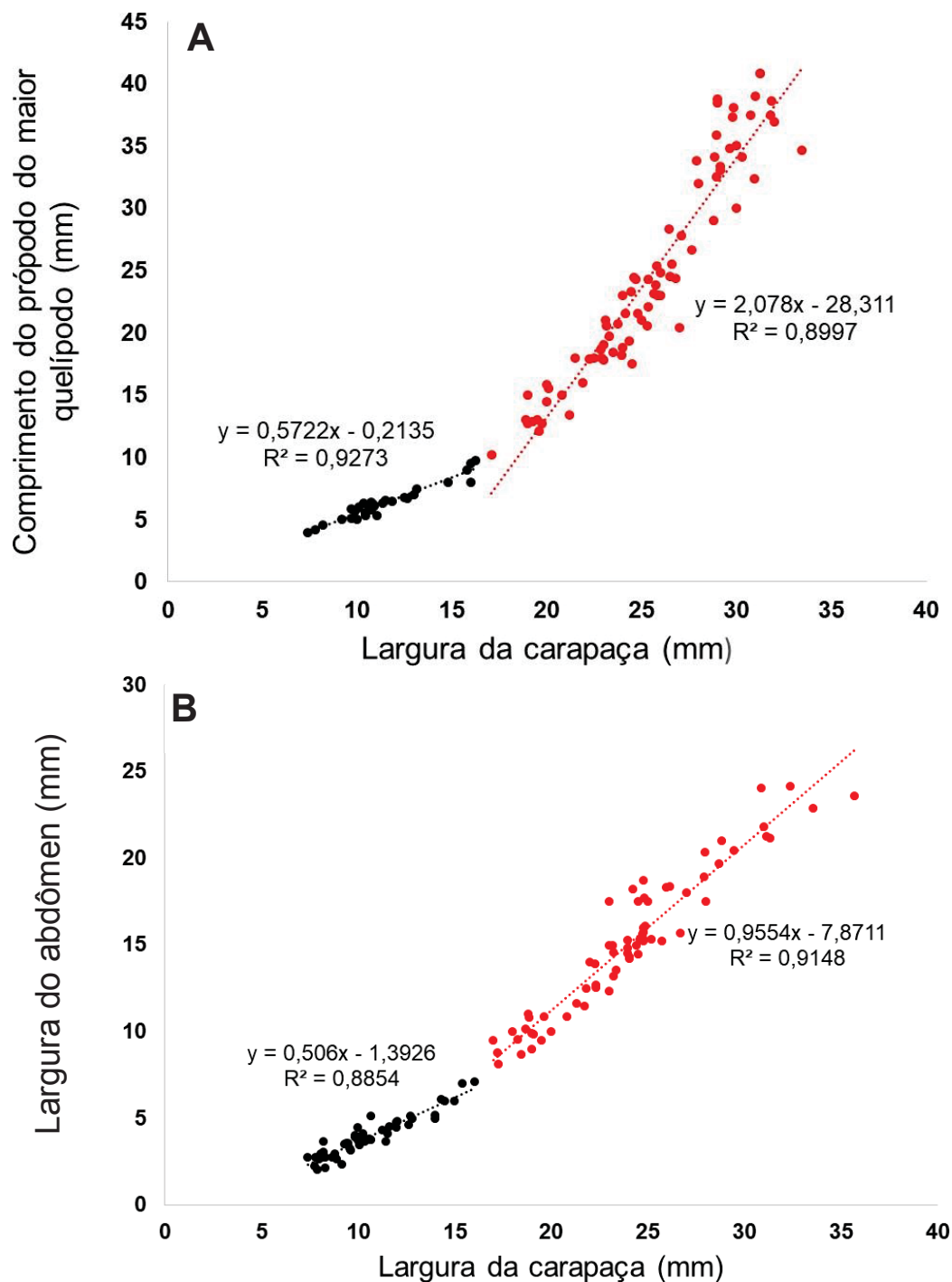


Figura 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Gráficos de dispersão dos pontos empíricos da relação entre o comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) e a largura da carapaça (LC) de machos (A), ponto de inflexão = 17,06 mm LC; relação entre a largura do abdômen (LA) e a largura da carapaça (LC) de fêmeas (B), ponto de inflexão = 17 mm LC. Círculos negros representam juvenis e círculos vermelhos, adultos.

Por outro lado, a relação CC x LC para os machos foi negativamente alométricas em ambos os estágios, resultando numa carapaça continuamente mais larga. Dentre as fêmeas, esta relação (CC x LC) foi alométrica negativa na fase juvenil, porém, neutra na fase adulta, indicando que a LC cresce a uma taxa mais alta que o CC somente dentre os juvenis; embora LC cresça na mesma proporção durante a fase adulta, ela resulta numa carapaça mais larga do que os machos (Tabela 2). No gráfico de dispersão dos pontos empíricos entre a CC x LC, houve uma relação linear e direta tanto dentre os machos como nas fêmeas (Fig. 3).

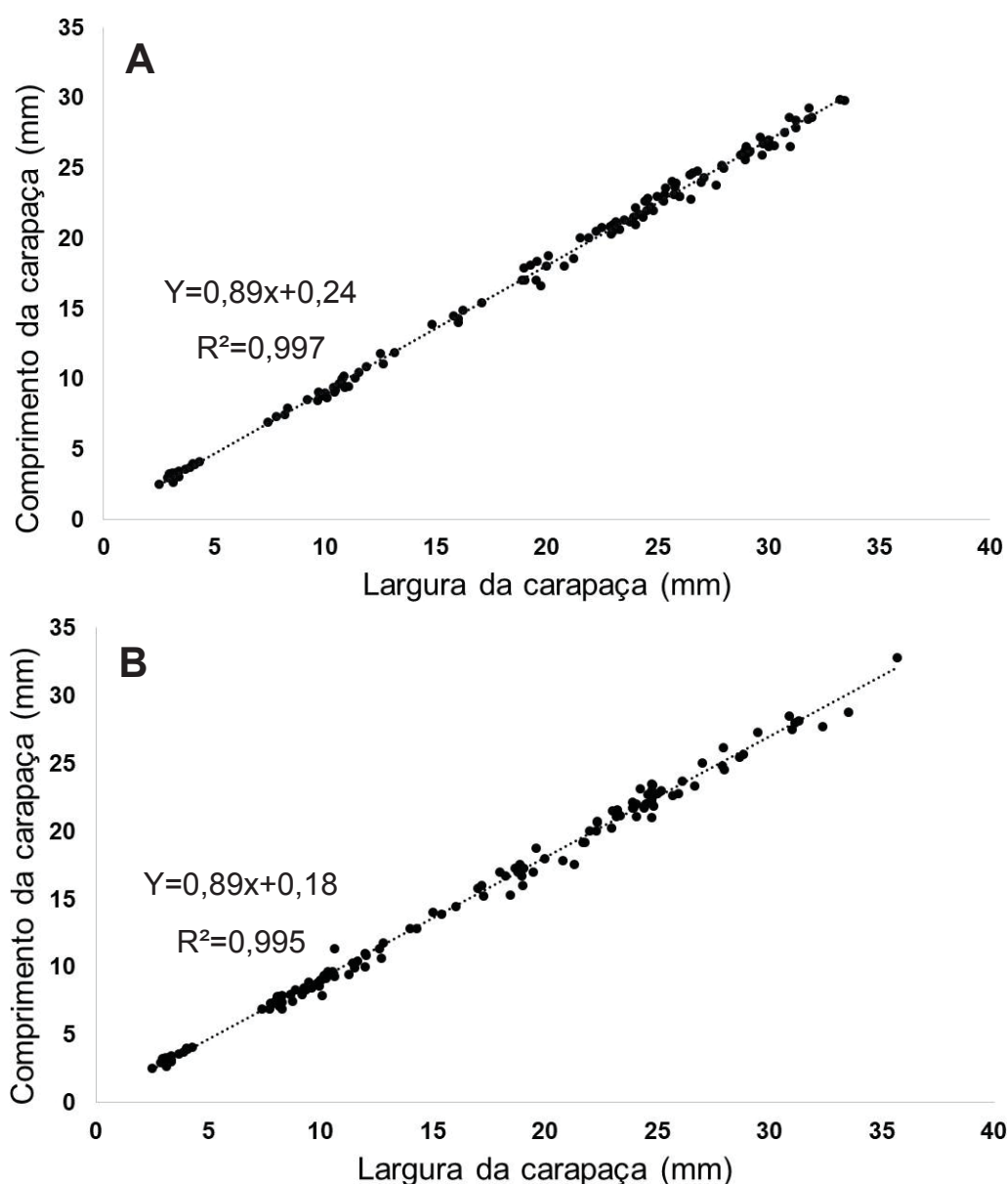


Figura 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Gráficos de dispersão da relação entre o comprimento da carapaça (CC) e largura da carapaça (LC) de machos (A) e fêmeas (B).

4. DISCUSSÃO

No presente estudo, as relações alométricas positivas entre o comprimento do própodo do maior quelípodo e a largura da carapaça nos machos, bem como entre a largura do abdômen e a largura da carapaça nas fêmeas indicam que *Trichodactylus fluviatilis* segue um padrão comum dentre os braquiúros relacionado com a seleção sexual, onde os machos investem mais energia no crescimento do maior quelípodo, enquanto as fêmeas, na largura do abdômen, após a puberdade.

O desenvolvimento mais rápido do própodo do maior quelípodo dos machos é de fundamental importância para o sucesso na reprodução, pois, sabe-se que caranguejos machos de água-doce podem utilizar seus quelípodos para segurar e proteger a fêmea durante a cópula (Gherardi & Micheli, 1989).

Por outro lado, um maior investimento de energia no crescimento do abdômen para as fêmeas favorece uma proteção adequada à prole durante a incubação de ovos e a manutenção de indivíduos juvenis recém-eclodidos (Hartnoll, 1974).

A similaridade nos tamanhos da largura da carapaça entre machos e fêmeas de *T. fluviatilis* do presente estudo pode ser explicada como uma estratégia para favorecer a formação de pares em uma população, facilitando o acasalamento (Hartnoll, 1969). Este padrão foi observado, também, na população de São Paulo (Lima et al., 2012). Entretanto, esses resultados diferem do estudo de Pescinelli et al. (2014), onde machos são estatisticamente maiores que fêmeas, e do estudo de Silva et al. (2014), onde as fêmeas são significativamente maiores do que machos. Esta variação no dimorfismo sexual (DS) do tamanho da carapaça pode ser uma consequência de metodologias diversificadas e/ou característica peculiar de cada população.

É esperado, devido à ausência de DS significativo no tamanho da carapaça (cap. 2), que machos e fêmeas apresentem, também, maturidade sexual morfológica (MSM) com tamanho similar, o que foi confirmado com os dados do presente estudo (machos = 17,06 mm LC; fêmeas = 17,00 mm LC) para *T. fluviatilis*. Esta mesma característica de similaridade nos tamanhos do início da MSM para a espécie foi também observada na população de Ubatuba,

SP, com valores de 17,67 mm LC para machos e 18 mm LC para fêmeas (Lima et al., 2012). Por outro lado, na população de Paulistânia, SP, os valores foram de 27,3 mm LC e 25,6 mm LC (Pescinelli et al., 2014) e na de Santa Terezinha, BA, 9,05 mm LC e 9,97 mm LC (Silva et al., 2014), respectivamente. As variações encontradas entre populações da mesma espécie podem estar relacionadas a diferentes pressões seletivas e fatores ambientais, o que indica que a MSM está relacionada com as características únicas de cada população e não deve ser levada em conta para descrever um padrão para a espécie (Marochi et al., 2018). Adicionalmente, estudos moleculares de *T. fluviatilis* realizados por Souza-Carvalho et al. (2017) permitem deduzir que estas diferentes populações podem se tratar de espécies distintas.

A baixa amostragem de fêmeas ovígeras no presente estudo ($n = 1$) certamente, foi uma consequência do comportamento críptico das mesmas no período de incubação, fato que já foi registrado em outros estudos com essa mesma espécie (Alarcon et al., 2002; Silva et al., 2014). Entretanto, a sua presença foi de importância capital, visto que o seu tamanho (LC= 23,93 mm) confirma a consistência dos dados do início da MSM das fêmeas do presente estudo.

Foram compilados os dados da literatura com caranguejos braquiúros de águas continentais que possuem sua MSM estudada, e foi observado que a vasta maioria desses estudos tem utilizado o comprimento da maior quela nos machos e a largura do abdômen nas fêmeas como dimensões relacionados com o início da MSM (Tab. 1, em Apêndices). Isto indica que essas dimensões são as melhores para essa finalidade, a exemplo dos caranguejos estuarinos e marinhos (v. revisão em Marochi et al., 2018).

Há uma grande variação nos tamanhos de LC encontrados nas espécies límnicas, inclusive na família Trichodactylidae em que são registradas espécies tão pequenas como *Trichodactylus borellianus* que mede 12,4 mm LC máxima, como espécies de grande porte como *Dilocarcinus pagei* que pode ter até 58,3 mm LC máxima. Entretanto, o tamanho do início da MSM está diretamente relacionado com o tamanho máximo de LC atingido pela respectiva espécie. A Fig. 4 mostra que esta relação é linear e positiva tanto nos machos como nas

fêmeas, ou seja, quanto maior a largura máxima da carapaça atingida pela espécie, maior o tamanho da espécie ao atingir a MSM.

É possível concluir que as dimensões utilizadas para a determinação do início da MSM do presente estudo mostram que elas são tão adequadas para braquiúros estuarinos e marinhos (Waiho et al., 2017), quanto de águas continentais.

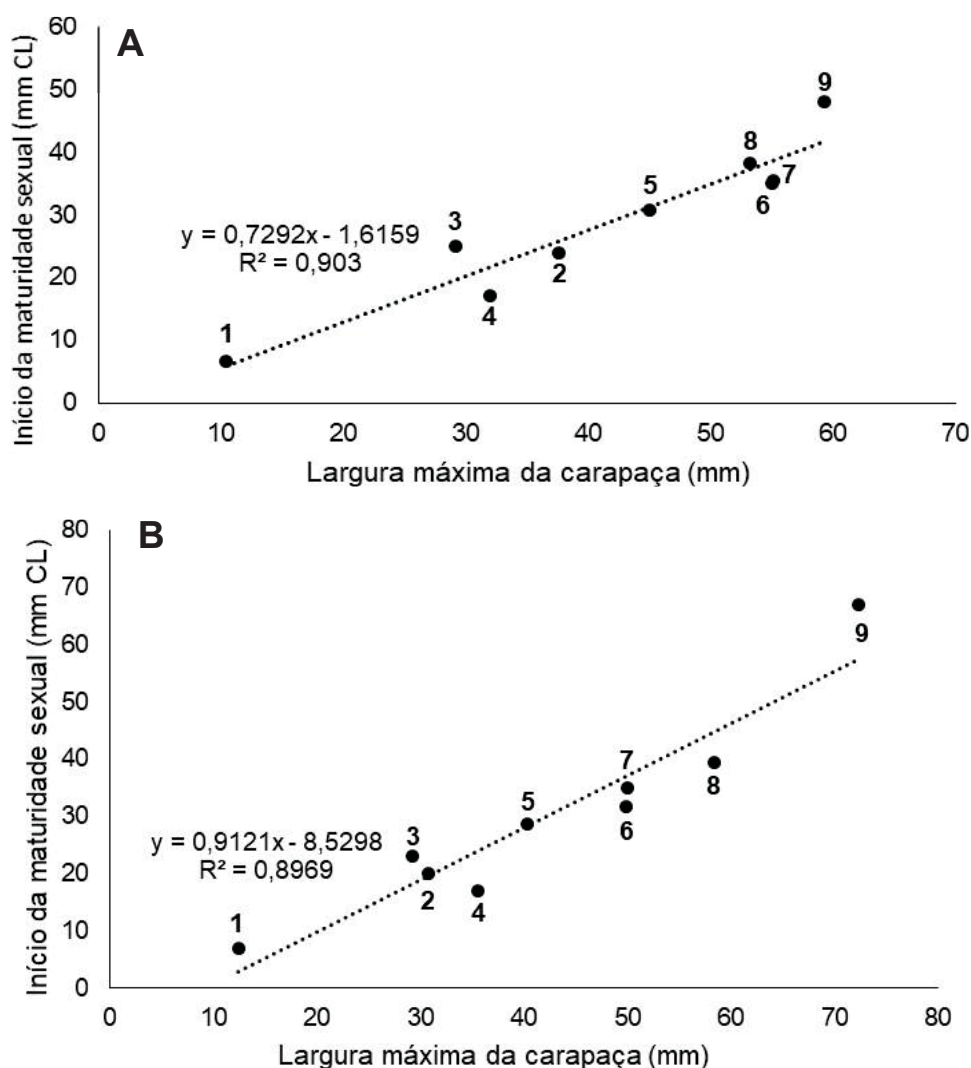


Figura 4. Relação entre a largura da carapaça no início da maturidade sexual morfológica e a respectiva largura máxima da carapaça das espécies de caranguejo de águas continentais, baseada na literatura. (A) machos; (B) fêmeas. 1) *Trichodactylus borellianus* (Williner et al., 2014); 2) *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1808) (Parvisi et al., 2017); 3) *Trichodactylus petropolitanus* (Goldi, 1886) (Venâncio & Leme, 2010); 4) *Trichodactylus fluviatilis* (presente estudo); 5) *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853) (Pralon et al., 2019); 6) *Potamon elbursi* Pretzmann, 1962 (Kalate et al., 2018); 7) *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785) (Micheli et al., 1990; Spani & Scalici, 2016); 8) *Dilocarcinus pagei* (Herrera et al., 2013); 9) *Eudaniela garmani* (Rathbun, 1905) (Rostant et al., 2008).

5. REFERÊNCIAS

- Alarcon, D. T., Leme, M. H. A. & Cobo, V. J. (2002). Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, northern coast of São Paulo state, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea*, 179-182.
- Climate-Data.Org. Clima Agudos do Sul. Disponível em < <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/parana/agudos-do-sul-313385/>>. Acesso em 10 de dez. de 2018.
- Gherardi, F. & Micheli, F. (1989). Relative growth and population structure of the freshwater crab, *Potamon potamios palestinensis*, in the dead sea area (Israel). *Israel Journal of Zoology*, 36, 133-145.
- Hartnoll, R. G. (1969). Mating in Brachyura. *Crustaceana*, 16, 161–181.
- Hartnoll R.G. (1974). Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 27, 131–136.
- Hartnoll, R. G. (1982). Growth. In Bliss, DE, editor. The biology of Crustacea: embryology, morphology and genetics. New York: Academic Press. 111–196.
- Hartnoll, R. G & Gould, P. (1988). Brachyuran life history strategies and the optimization of egg productions. *Symposia of the Zoological Society of London*, 559, 1–9.
- Herrera, D. R., Davanzo, T. M., Costa, R. C., & Taddei, F. G. (2013). The relative growth and sexual maturity of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae) in the northwestern region of the state of São Paulo. *Iheringia Série Zoologia*, 103, 232-239.
- IBGE, Censo Agropecuário 2017 - Resultados preliminares. Disponível em < <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/pr/agudos-do-sul/pesquisa/24/76693>>. Acesso em 12 de dez. de 2018.
- Kalate, A., Keikhosravi, A., Naderloo, R., Hajjar, T. & Schubart, C. D. (2018) Morphometric characterization of the freshwater crab *Potamon elbursi* Pretzmann, 1962 in the Caspian Sea and Namak Lake hydrographic systems. *Journal of Crustacean Biology*, 38, 91–100.
- Lima, D. J. M., Cobo, V. J., Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. P., & Fransozo, V. (2013). Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 57, 105-112.
- Marochi, M., Costa, M., Daldin Leite, R., Da Cruz, I. & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-14.
- Martins, S. B. & Masunari, S. (2013). Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*. 21, 35-41.

- Micheli, F., F. Gherardi & M. Vannini. (1990). Growth and reproduction in the freshwater crab, *Potamon fluviatile* (Decapoda, Brachyura). *Freshwater Biology*, 23, 491–503.
- Parvizi, E., Naderloo, R., Keikhosravi, A. & Schubart, C. D. (2017). Life history traits and patterns of sexual dimorphism in the freshwater crab *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from the western Alborz Mountains, Iran. *Journal of Crustacean Biology*, 37, 323–331.
- Pescinelli, R. A., Pantaleão, J. A. F., Davanzo, T. M. & Caetano Costa, R. C. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) from west central São Paulo State, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58, 108–114.
- Pezzuto, P. R. (1993). Regrans: a "basic" program for an extensive analysis of relative growth. *Atlântica*, 15, 93–105.
- Pinheiro, M. A. A. & Hattori, G. Y. (2006). Relative growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 813–823.
- Pralon, B. G. N., Pinheiro, J. S., Damasceno, V. E. S., Cavalcante, J. G. F. & Alves D. F. R. (2019). Relative growth and onset of morphological sexual maturity of the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* in a river of the Caatinga of northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 63, 23–29.
- Rostant, L. V., Alkins-Koo, M. & Maitland, D. P. (2008). Growth and Maturity in the Manicou Crab *Eudaniela garmani* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Trinidad, West Indies. *Journal of Crustacean Biology*, 28, 485–493.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 419–461.
- Silva, T. R., Rocha, S. S. & Costa-Neto, E. M. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia*, 31, 20–27.
- Souza-Carvalho, E. A., Magalhães, C. & Mantelatto, F. L. (2017). Molecular phylogeny of the *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura: Trichodactylidae) species complex. *Journal of Crustacean Biology*, 1–8.
- Spani, F. & Scalici, M. (2016). Allometric Sexual Dimorphism in the River Crab *Potamon fluviatile* (Brachyura: Potamidae), *Journal of Crustacean Biology*, 36, 274–278.
- Venâncio, F. A. & Leme, M. H. A. (2010). The freshwater crab *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi, 1886) (Decapoda, Trichodactylidae) associated with roots of *Hedygium coronarium* Koenig (Zingiberaceae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5, 501–507.

- Waiho, K., Fazhan, H., Baylon, J. C., Madihah, H., Noorbaiduri, S., Ma H. & Ikhwanuddin, M. (2017). On types of sexual maturity in brachyurans, with special reference to size at the onset of sexual maturity. *Journal of Shellfish Research*, 36, 807-839.
- Williner, V., Torres, M. V., Carvalho, D. A. & König, N. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys*, 457, 159–170.

CAPÍTULO II

DIMORFISMO SEXUAL E TRAJETÓRIA ONTOGENÉTICA EM
Trichodactylus fluviatilis LATREILLE, 1828 (CRUSTACEA, DECAPODA,
TRICHODACTYLIDAE) OCORRENTE NO RIO DA VÁRZEA, BACIA DO
ALTO IGUAÇU

RESUMO

Um estudo sobre o dimorfismo sexual na carapaça e no própodo de ambos os quelípodos, e a trajetória ontogenética de uma população de *Trichodactylus fluviatilis* foi realizado na Bacia do Rio da Várzea, Alto Iguaçu, PR. As coletas foram realizadas com armadilhas do tipo covo, de outubro de 2017 a março de 2019, sem periodicidade. Elas foram iscadas com fígado de frango e submersas no riacho ao anoitecer e recolhidas na manhã seguinte. Ambos os estudos foram realizados utilizando a morfometria geométrica. Para o estudo de dimorfismo sexual (DS) foram estabelecidos nove marcos anatômicos na carapaça de 30 machos e 30 fêmeas, e sete nos própodos de 21 machos e 21 fêmeas, todos adultos. Para a trajetória ontogenética (TO), foram utilizados 60 indivíduos adultos e 37 juvenis. O DS foi analisado através de uma Análise Discriminante, para a variação da forma, e através de um teste *t* de Student para a variação no tamanho. Não houve DS no tamanho centroide da carapaça, porém, com diferenças significativas na forma, tendo as fêmeas apresentado a parte posterior da carapaça mais larga do que os machos. Este DS indica uma adaptação das mesmas para acomodar os ovos em incubação. Houve DS tanto no tamanho como na forma do maior própodo, tendo os machos apresentado própodos de maior porte e na forma, própodos mais altos e mais curtos que as fêmeas. O menor própodo, também, mostrou DS tanto no tamanho como na forma, tendo os machos apresentado própodo mais robusto do que fêmea e na forma, palma mais alta e o plex dirigido para cima. Própodos de maior porte nos machos ressaltam a sua importância nos confrontos de natureza reprodutiva. A trajetória ontogenética de machos e fêmeas segue em direções divergentes, indicando que a variação da forma final dos adultos está relacionada às diferentes necessidades reprodutivas de cada sexo.

Palavras-chave: morfometria geométrica, alometria, variação morfológica, dimorfismo sexual, Trichodactylidae.

ABSTRACT

A study on sexual dimorphism in the carapace and the propodus of both chelipeds, and ontogenetic trajectory of a population of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* was carried out in the Várzea River, Alto Iguaçu Basin, Paraná State, southern Brazil. Crabs were collected with covo-type traps, from October 2017 to March 2019, without periodicity. They were baited with chicken liver and submerged in the creek at dusk and collected the next morning. Both studies were performed using geometric morphometrics. For the study of sexual dimorphism (SD), nine anatomical landmarks were established in the carapace of 30 males and 30 females, and seven in the propodus of 21 males and 21 females, all adults. For the ontogenetic trajectory (OT), 60 adult and 37 juvenile individuals were examined. The SD was analyzed through a Discriminant Analysis for the form variation, and through a Student's t test for the size variation. There were no SD in the centroid of the carapace size, however, significant differences were observed in the shape, having females wider posterior part of the carapace than males. This SD indicates an adaptation of females to accommodate eggs during incubation. There was SD in the major propodus both in size and in form, showing males larger and higher propodus than females. The minor propodus also showed SD in both size and shape, having males more robust propodus than females and in shape, higher palm and plex directed upwards. More robust propodus in males emphasize their importance in reproductive and agonistic confrontations. The ontogenetic trajectory of males and females follows divergent directions, indicating that the variation of the final form of adults is related to the different reproductive needs of each sex.

Key words: geometric morphometric, allometry, morphological variation, sexual dimorphism, Trichodactylidae.

1. INTRODUÇÃO

O caranguejo *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 está distribuído ao longo das bacias da faixa leste da costa brasileira, coincidindo com a antiga extensão da Mata Atlântica, incluindo a Bacia do Alto Paraná, no Brasil e na Argentina. Tem hábito noturno, habita riachos montanhosos e abriga-se em tocas nas margens dos rios e sob troncos e pedras no leito dos rios (Magalhães, 2003; Gomides et al., 2009). Apesar de ser tratada como uma espécie, um estudo realizado por Souza-Carvalho et al. (2017), os quais analisaram material genético tanto de animais recém-coletados como de coleções de museus, mostrou que se trata de um complexo de espécies, sendo possível distinguir quatro diferentes linhagens.

A morfometria geométrica é uma das técnicas mais utilizadas para o estudo da variação da forma em seres vivos nos últimos anos, sendo uma importante ferramenta para estudos de dimorfismo sexual e de trajetória ontogenética (v. revisão em Adams et al., 2013).

O dimorfismo sexual é um assunto amplamente discutido pelos biólogos, existindo diversas teorias para sua causa, como, por exemplo, seleção sexual e diferenças ecológicas de nicho (Shine, 1989; Fairbairn, 1997). Em caranguejos braquiúros, é comum a existência de machos maiores do que fêmeas, e/ou possuindo estruturas corporais relacionados com a reprodução mais desenvolvidos como os quelípodos; estes são utilizados em rituais de acasalamento (Ng et al., 2008). Dimorfismo sexual contrastante no tamanho e no formato do corpo já está bem documentado nos caranguejos tricodactílídeos *Trichodactylus ehrhardti* (Peixoto et al., 2005), *T. borellianus* (Williner et al., 2014), e até mesmo em *T. fluviatilis* (Pescinelli et al., 2014; Silva et al., 2014), espécie alvo desse estudo.

A alometria é determinante para o dimorfismo sexual, e pode ser descrita como a variação da forma corporal correlacionada com a variação do tamanho total do indivíduo (Klingenberg, 1998). A alometria (ou trajetória) ontogenética está relacionada a variação resultante do crescimento, sendo estudada ao longo da vida de um indivíduo ou de um grupo de indivíduos (Klingenberg, 1996). Os estudos de alometria ontogenética com *Aratus pisonii* e *Armases rubripes*

(Marochi et al., 2018), e *Aegla marginata* (Adam et al., 2018) mostram que essas espécies apresentam variações na trajetória de entre a fase juvenil e de adulto. Entretanto, não há estudos neste aspecto para qualquer espécie do gênero *Trichodactylus*. Eles são importantes para determinar como as mudanças morfológicas variam entre os sexos e, também, como a energia é empregada durante as diferentes etapas do desenvolvimento corpóreo e de processos reprodutivos (Klingenberg, 2016).

Este trabalho tem como objetivo analisar o dimorfismo sexual na carapaça e no própodo de ambos os quelípodos de uma população de *Trichodactylus fluviatilis* ocorrente na Bacia do Rio da Várzea, Alto Iguaçu, PR assim como determinar a trajetória ontogenética da espécie, com auxílio da técnica de morfometria geométrica.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Local de coleta

Os caranguejos *Trichodactylus fluviatilis* foram coletados em dois afluentes do Rio da Várzea, o Rio das Antas e o Rio Leão, pertencentes à Bacia do Alto Rio Iguaçu, e localizados nos municípios de Mandirituba e Agudos do Sul, respectivamente, região metropolitana de Curitiba, PR. A fisiografia dos referidos afluentes, bem como o bioma em que estão inseridos e o clima da região encontram-se no Capítulo I.

As coletas dos caranguejos foram realizadas com auxílio de armadilhas iscadas e redes do tipo puçá, de outubro de 2017 a março de 2019 sem periodicidade. Demais detalhes sobre a metodologia de coleta encontram-se no Capítulo I.

2.2. Morfometria geométrica

Machos, fêmeas, e juvenis foram fotografados dorsalmente, para o estudo da carapaça. Adicionalmente, a quela dos quelípodos menor e maior dos adultos

de ambos os sexos foram fotografados. Todas as estruturas foram fotografadas com a utilização de um microscópio digital (Dino-Lite Pro AM-413T).

Foram estabelecidos nove marcos anatômicos na carapaça e sete nos própodos, com o auxílio do programa TPSDig2 (Rohlf, 2010) (Fig. 1). Foram realizadas três repetições, pelo mesmo pesquisador, para verificar e minimizar os erros de marcação. Para a análise da forma foi realizada uma Análise Generalizada de Procrustes (GPA), separando os componentes de tamanho e forma e, dessa maneira, removendo a sobreposição das configurações de marcos anatômicos. As análises morfológicas foram realizadas no ambiente MorphoJ v1.06d (Klingenberg, 2011) e, os testes estatísticos no RStudio v1.0.136 (R Development Core Team, 2016). Para o reconhecimento dos estágios adulto e juvenil, foram utilizados os pontos de inflexão obtidos no estudo de crescimento relativo (Capítulo I).

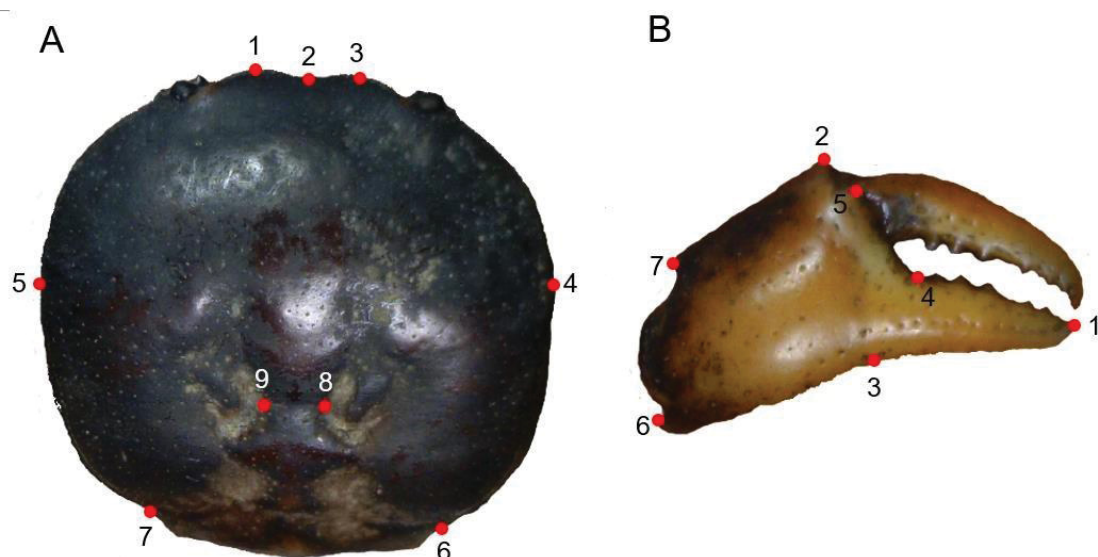


Figura 1. *Trichodactylus fluviatilis*. Posição dos marcos anatômicos estabelecidos na carapaça (A) e no própodo (B). A) 1 e 3: pontos mais distais dos lobos esquerdo e direito da margem anterior da carapaça; 2: ponto mediano da margem anterior da carapaça; 4 e 5: pontos mais distais das margens laterais direita e esquerda; 6 e 7: extremidades das margens póstero-laterais direita e esquerda; 8 e 9: extremidades distais direita e esquerda do segmento horizontal da sutura cervical. B) 1: ponta do pólex; 2: ângulo distal da margem superior da palma; 3: fim da linha reta traçada do ponto 2 em direção à margem inferior da palma; 4: ponto de transição entre a margem cortante do pólex e a face de articulação entre o dátilo e a palma; 5: lobo na margem de articulação entre o dátilo e a palma; 6: extremidade inferior da margem de articulação entre a palma e o carpo; 7: extremidade posterior da margem superior da palma.

2.2.1. Dimorfismo sexual

Fotografias da carapaça de 30 machos e 30 fêmeas, e do própodo de ambos os quelípodos de 21 machos e 21 fêmeas foram utilizadas. Uma regressão multivariada dos componentes simétricos do tamanho centroide foi utilizada para a análise de dimorfismo sexual, esse procedimento realiza uma correção de tamanho dos dados. Para a análise do tamanho de ambas as estruturas, foi realizado um teste t de Student com a utilização do tamanho centroide, calculado a partir da raiz quadrada da soma das distâncias quadradas dos marcos anatômicos até o centro de massa da configuração (Klingenberg, 2011), das carapaças e dos própodos. Para a variação da forma e determinação da porcentagem de classificação correta, foi realizada uma Análise Discriminante, com teste de permutação e validação cruzada.

2.2.2. Trajetória ontogenética

Foram utilizados 60 indivíduos adultos, dos quais 30 machos e 30 fêmeas, e 37 juvenis, sendo 18 machos e 19 fêmeas. A análise foi realizada a partir de uma regressão multivariada dos componentes simétricos da carapaça contra o logaritmo do tamanho centroide separadamente para cada sexo, e para cada categoria demográfica. O nível de significância de cada regressão foi avaliado através de um teste de permutação. Para testar a alometria ontogenética de machos e fêmeas, foram comparados os ângulos dos vetores da regressão entre os sexos e entre adultos e juvenis.

3. RESULTADOS

3.1. Dimorfismo sexual no tamanho e na forma da carapaça

Não houve diferença significativa no tamanho centroide da carapaça entre machos e fêmeas adultos ($t = -1,4492$, $p = 0,1527$) (Fig. 2).

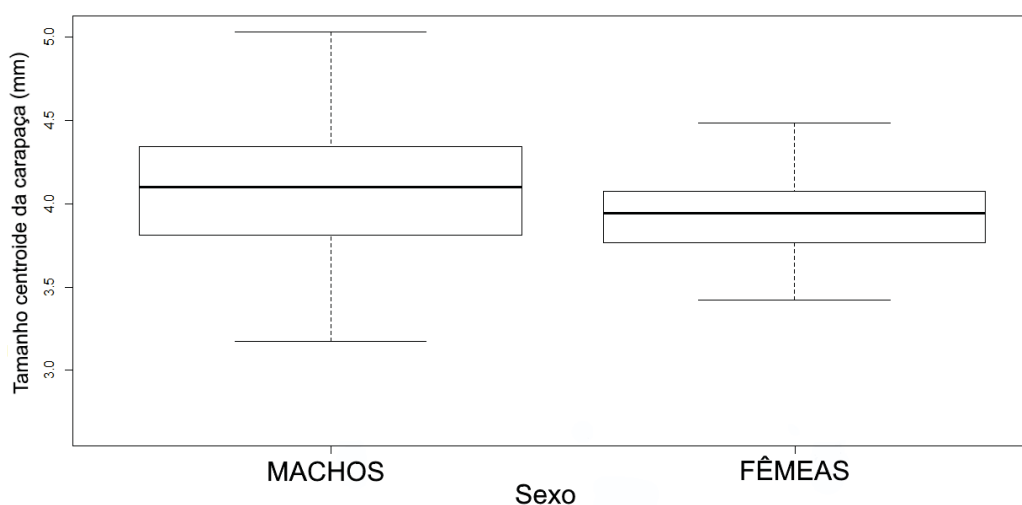


Figura 2. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (barra espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (barras pontilhadas) do tamanho centroide da carapaça de machos e fêmeas.

Por outro lado, a forma da carapaça dos adultos apresentou dimorfismo sexual, com diferença significativa ($p = <0,0001$, distância de Procrustes = 0,0164), e com uma porcentagem de classificação correta de 66,6% para machos e 83,3% para fêmeas.

A maior diferença ocorreu nos marcos 6 e 7, referentes à parte posterior da carapaça: as fêmeas apresentaram esta parte mais larga, enquanto os machos, mais estreita. Houve, também, dimorfismo sexual no rosto, que foi mais avançado anteriormente nos machos (Fig. 3).

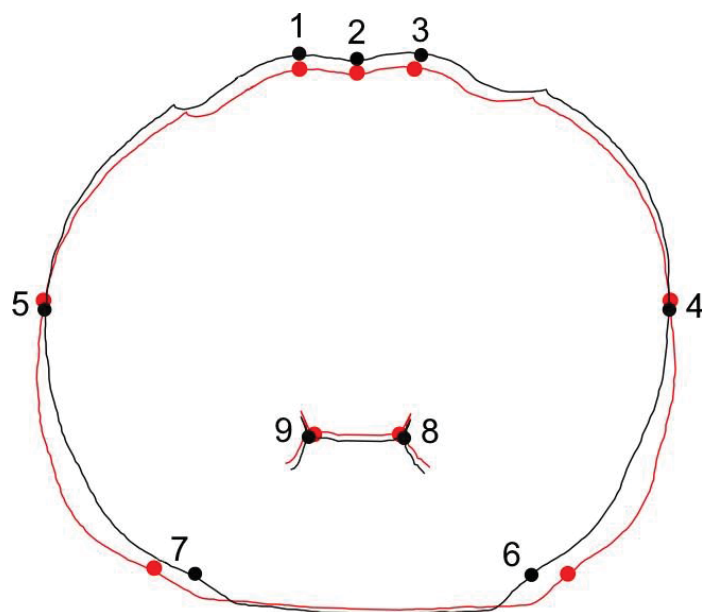


Figura 3. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual na carapaça, cujas fêmeas (linha vermelha) mostraram a parte posterior da carapaça (marcos anatômicos 6 e 7) mais alargada do que os machos (linha preta), e estes, um rostro mais avançado anteriormente (1, 2 e 3). Magnificação de 5x.

3.2. Dimorfismo sexual no tamanho e na forma do própodo do maior quelípodo

Houve dimorfismo sexual no tamanho do própodo do maior quelípodo (PMAQ), com diferença significativa ($t = -8,0637$, $p = 6,482e-10$). A média \pm DP do tamanho centróide nos machos foi de $2,92 \pm 0,69$ mm, enquanto a das fêmeas, de $1,66 \pm 0,20$ mm (Fig. 4).

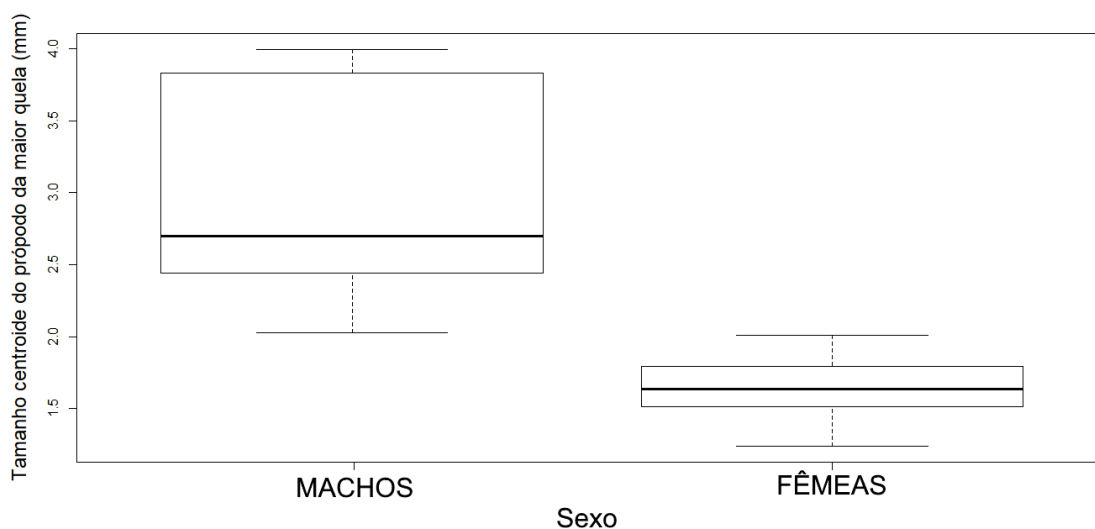


Figura 4. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha vertical pontilhada) do tamanho centroide do própodo do maior quelípodo dos machos e das fêmeas.

Houve, também, dimorfismo sexual com diferença significativa na forma do PMAQ dos caranguejos adultos ($p = <,0001$, distância de Procrustes = 0,077), com uma porcentagem de classificação correta de 100% para ambos os sexos.

A principal diferença na forma do PMAQ ocorreu nos marcos 4, 5 e 6 referentes, respectivamente, ao ângulo inferior da palma na face de articulação desta como o dátilo, na margem superior mediana da própodo e no ângulo superior da face de articulação entre o carpo e a palma. Os machos mostraram um própodo mais alto e mais curto do que as fêmeas (Fig. 5).

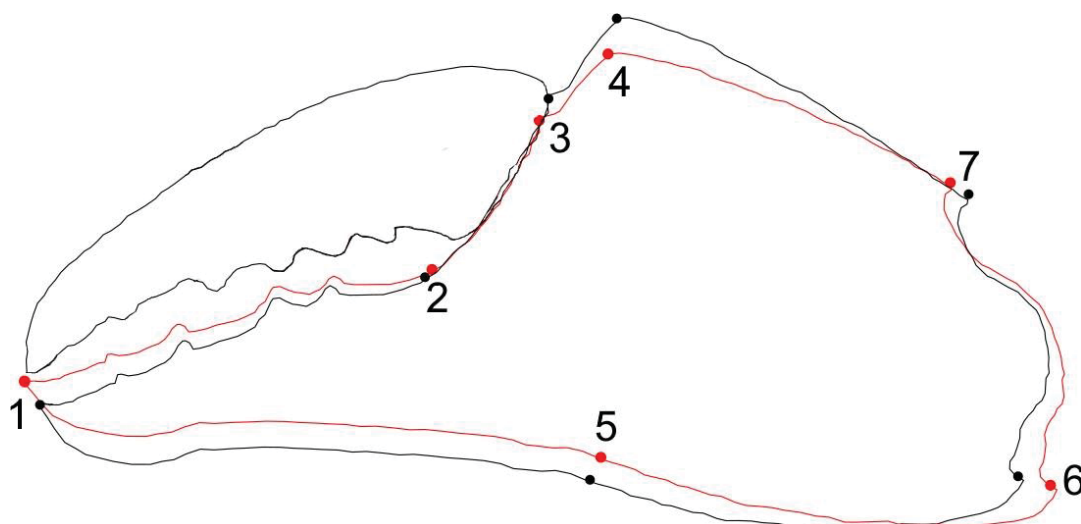


Figura 5. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual no própodo do maior quelípodo. Machos = própodo em preto; fêmeas = própodo em vermelho. Magnificação de 1x.

3.3 Dimorfismo sexual no tamanho e na forma do própodo da menor quela

De acordo com o teste-t ($t = -3,4641$, $p = 0,001283$), houve dimorfismo sexual no tamanho do própodo do menor quelípodo (PMEQ) dentre os animais adultos. Os machos mostraram uma média \pm DP do tamanho centróide de $1,72 \pm 0,23$ mm, e as fêmeas, de $1,50 \pm 0,16$ mm (Fig. 6).

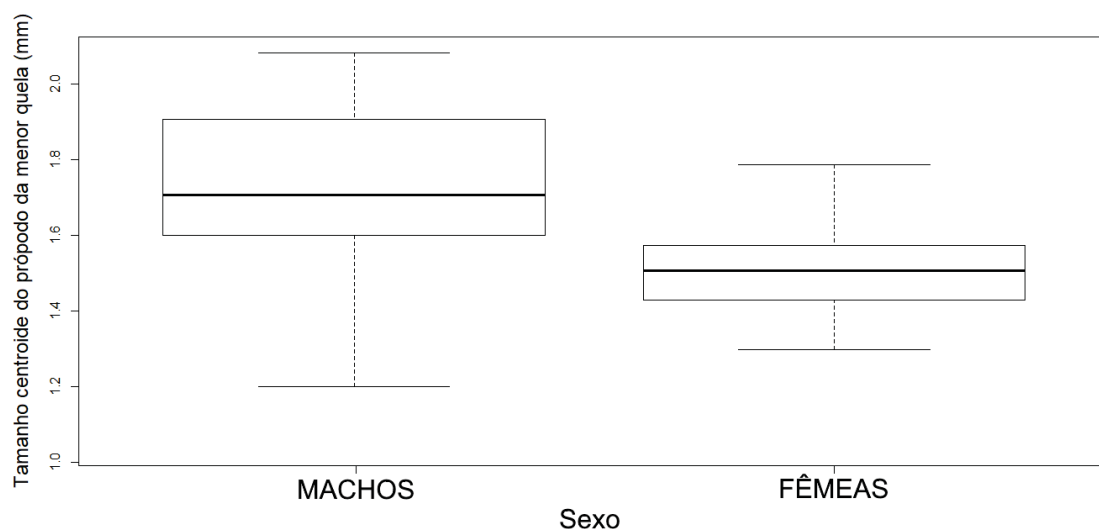


Figura 6. *Trichodactylus fluviatilis*. Média (linha espessa horizontal), intervalo de confiança (retângulo) e desvio padrão (linha vertical pontilhada) do tamanho centroide do própodo da menor quela dos machos e das fêmeas.

Houve, também, dimorfismo sexual do PMEQ dos caranguejos adultos ($p = 0,0094$, distância de Procrustes = 0,016), com uma porcentagem de classificação correta de 61,9% para fêmeas e 76,20% para machos.

As principais diferenças ocorreram nos marcos 1 (ponta do plex), 4 (ponto de transição entre a margem cortante do pólex e a face de articulação entre o dátilo e a palma), 6 (extremidade inferior da margem de articulação entre a palma e o carpo) e 7 (extremidade posterior da margem superior da palma). De um modo geral, os machos possuem uma palma mais alta e o plex dirigido para cima, quando comparados com a das fêmeas (Fig. 7).

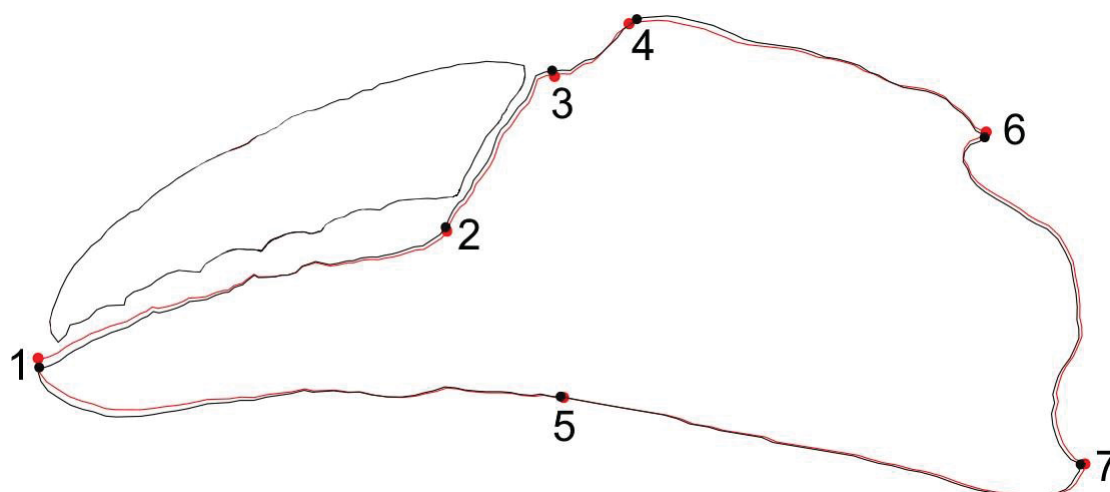


Figura 7. *Trichodactylus fluviatilis*. Dimorfismo sexual no própodo do menor quelípodo, com fêmeas representadas pela linha vermelha e machos pela linha preta. Magnificação de 1x.

3.4. Trajetória ontogenética

A alometria ontogenética foi observada em ambos os sexos ($p < 0,001$). O tamanho foi responsável por 38,05% da variação da forma em machos e 50,26% da variação em fêmeas. O ângulo entre os vetores da regressão da trajetória ontogenética entre machos e fêmeas foi de 15° , diferindo do esperado para os pares de vetores aleatórios ($p < 0,001$).

Em machos de *Trichodactylus fluviatilis*, o ângulo observado para os vetores de regressão da trajetória ontogenética foi de 82° , não diferindo estatisticamente do esperado para os pares de vetores aleatórios ($p = 0,36$). Não houve alometria estática em nenhum dos estágios de vida, juvenis ($p = 0,695$) ou adultos ($p = 0,982$), tendo o tamanho influenciado 2,82% e 0,41% sobre a forma, respectivamente (Fig. 8).

Em fêmeas adultas e juvenis de *T. fluviatilis*, o ângulo entre as trajetórias ontogenéticas foi de 111° , também, não diferindo estatisticamente do esperado para os pares de vetores aleatórios ($p = 0,81$); não houve alometria estática em fêmeas juvenis ($p = 0,314$), porém, houve em fêmeas adultas ($p = 0,0023$), tendo o tamanho influenciado 14,05% sobre a forma em adultos e de 6,23% em juvenis (Fig. 9). A análise dos escores da regressão permite visualizar como os dados se encaixam numa relação linear, e os ângulos permitem quantificar a diferença

entre os vetores alométricos, dessa forma, ângulos menores podem indicar diferenças não significantes. Esses resultados indicam que a trajetória ontogenética é distinta em juvenis e em adultos de ambos os sexos.

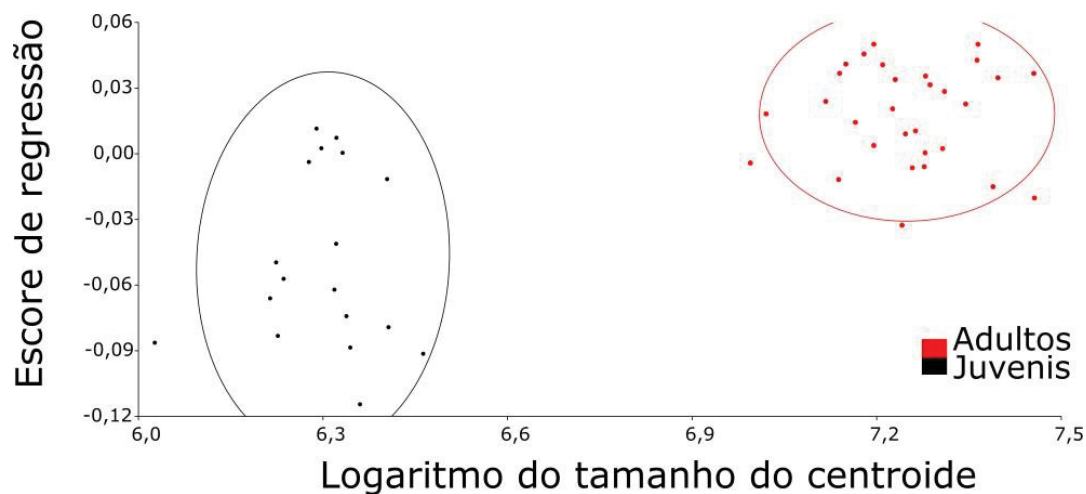


Figura 8. *Trichodactylus fluviatilis*. Alometria ontogenética da forma da carapaça de machos baseada na regressão multivariada dos componentes simétricos da forma sobre o logaritmo do tamanho do centroide.

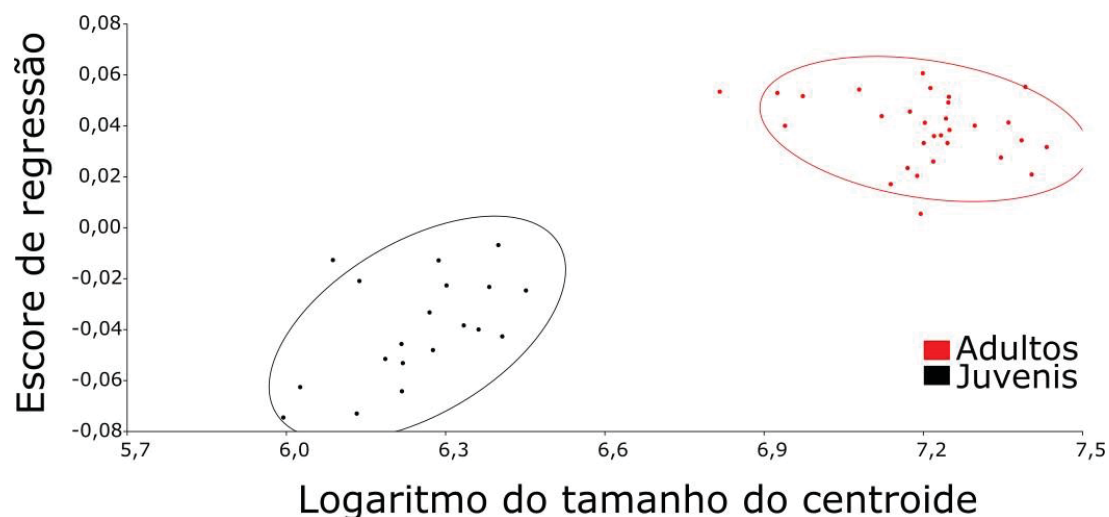


Figura 9. *Trichodactylus fluviatilis*. Alometria ontogenética da forma da carapaça de fêmeas baseada na regressão multivariada dos componentes simétricos da forma sobre o logaritmo do tamanho do centroide.

Houve, também, diferença significativa na forma da carapaça entre juvenis e adultos, tanto de machos ($p = <0,0001$, distância de Procrustes = 0,067) (Fig. 10A) como de fêmeas ($p = <0,0001$, distância de Procrustes = 0,078) (Fig. 10B). As principais variações ontogenéticas na carapaça ocorreram nos marcos anatômicos 4, 5, 6 e 7 de ambos os sexos os quais definem a largura e comprimento relativos da carapaça. Esta é mais larga e mais longa nos adultos do que nos juvenis; entretanto, a largura torna-se mais acentuadamente larga nas fêmeas adultas do que nos machos adultos (Fig. 10B).

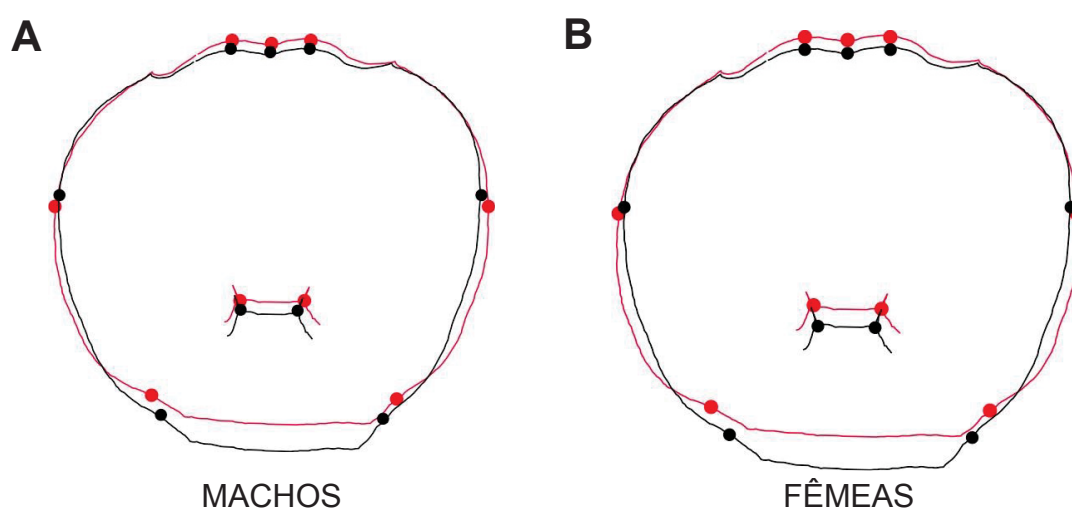


Figura 10. *Trichodactylus fluviatilis*. Variação obtida na forma da carapaça entre juvenis (figura preta) e adultos (figura vermelha) de machos (A) e fêmeas (B). Magnificação de 2x.

Não houve diferença estatística no formato da carapaça de machos e fêmeas juvenis ($p = 0,72$; Distância de Procrustes = 0,01), porém, houve diferenças no formato de machos e fêmeas adultos ($p = <0,0001$; Distância de Procrustes = 0,02). O ângulo de regressão entre os vetores de machos e fêmeas juvenis foi 79° ($p = 0,33$), enquanto o de adultos foi de 112° ($p = 0,82$).

4. DISCUSSÃO

A ausência de dimorfismo sexual no tamanho centroide da carapaça do presente estudo parece ser padrão para outras espécies da família Trichodactylidae, como *Trichodactylus borelianus* (Williner et al., 2014) e *T.*

petropolitanus (Venâncio & Leme, 2010) que, também, não apresentam dimorfismo sexual na carapaça. Entretanto, *Dilocarcinus pagei* apresenta divergências com relação a essa questão. Enquanto a população do município de Icém, SP não mostra dimorfismo sexual na carapaça (tamanho e forma) (Davanso et al., 2016), os machos da população de Barbosa, SP, são estatisticamente maiores que as fêmeas (Taddei et al., 2015). Estas discrepâncias, certamente estão relacionadas com as características regionais das variáveis bióticas e abióticas.

Diferentemente do presente estudo, tanto Silva et al. (2014) como Alarcon et al. (2002) registram fêmeas maiores que machos quando adultos em populações de *Trichodactylus fluviatilis* provenientes de Santa Terezinha, BA, e de Ubatuba, SP, respectivamente. Por outro lado, os dados do presente estudo corroboram os de Lima et al. (2013) que estudaram uma população de Ubatuba, SP, na qual não houve dimorfismo sexual na carapaça. É possível que estas divergências neste quesito estejam relacionadas com a complexidade da referida espécie conforme já alertaram Souza-Carvalho et al. (2017). Portanto, cada população guarda características que, na realidade, são intrínsecas a nível de espécie.

A região posterior da carapaça mais alargada em fêmeas adultas pode ser explicada como um mecanismo desenvolvido para acomodação eficiente da massa de ovos e para o suporte do peso adquirido durante a incubação dos mesmos (Hartnoll, 1974), já que a capacidade reprodutiva das fêmeas está diretamente ligada a quantidade de ovos que as mesmas conseguem carregar (Rufino et al., 2004). Esta característica parece padrão dentre os braquiúros, como foi observado para várias espécies: *Aratus pisonii* H. Milne Edwards, 1837) e *Armases rubripes* (Rathbun, 1897) (Marochi et al., 2018); *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Marochi et al., 2016); *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Rufino et al., 2004); *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Parvizi et al., 2017) e *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Alencar et al., 2014).

O dimorfismo sexual no tamanho e na forma do PMAQ pode ser consequência de uma maior pressão seletiva sofrida pelos machos, pois, as fêmeas são mais seletivas para a escolha de parceiros, devido ao maior gasto de investimento dirigido à prole e, dessa forma, os machos precisam desenvolver

características que aumentem sua aceitação pelas fêmeas (Peixoto et al., 2005). O maior investimento de recursos em um dos quelípodos pelo macho é documentada em diversas espécies de braquiúros, tendo os caranguejos-chama-maré, do antigo gênero *Uca*, alcançado o máximo do dimorfismo sexual, cuja maior quela do macho pode ter comprimento superior ao da própria carapaça (Nalesso, 2004), o que pode indicar que mesmo em ambientes tão distintos como o marinho e de água doce, as pressões de seleção sexual são similares, e isso reflete em um padrão de forma similar, com machos possuindo quelípodos mais robustos do que as fêmeas.

Similarmente, o PMEQ dos machos foi maior do que o das fêmeas no presente estudo, como já está registrado em trabalhos anteriores, com a espécie *Leptuca panacea* Novak & Salmon, 1974 (Caravello & Cameron, 1987) e *Austruca bengali* Crane, 1975 (Tina et al., 2015). A referida diferença é considerada como uma forma de compensar a falta de uma das quelas alimentadoras em machos do chama-maré *Minuca mordax* (Smith, 1870), pois, dessa forma, recolheria uma maior quantidade de alimento a cada movimento do menor quelípodo (Martins, 2018).

É possível observar que uma das alterações mais conspícuas durante a ontogênese foi o alargamento da parte posterior da carapaça, quando se compara a carapaça dos juvenis e dos adultos. O alargamento mais acentuado dentre as fêmeas pode ser explicado pelo desenvolvimento de caracteres sexuais secundários na parte ventral. Em machos, o crescimento da região posterior pode estar relacionado ao desenvolvimento de músculos mais fortes nas pernas e nas quelas, também relacionado ao comportamento agonístico, como observado por Rufino et al. (2004) em *Liocarcinus depurator*.

Os gráficos de dispersão dos pontos entre o PMAQ e a LC mostram claramente a separação dos juvenis e dos adultos dos machos pelo ponto de inflexão (v. Cap. I), indicando que a variação ontogenética da forma não ocorre gradativamente, e sim com uma mudança extrema por ocasião do início da maturidade sexual morfológica. Similarmente, as fêmeas, também sofrem mudanças abruptas na relação entre largura do abdome e a da carapaça.

Esses resultados mostram que tanto machos como fêmeas seguem diferentes trajetórias ontogenéticas, indicando diferentes necessidades reprodutivas para fêmeas e machos, pois, somente a partir da maturidade sexual são desenvolvidos os caracteres sexuais secundários. Em fêmeas, essa mudança se dá em relação a necessidade de as fêmeas abrigarem ovos e embriões no abdome, e, em machos, com o aumento do quelípodo, favorecendo a seleção sexual, como discutido anteriormente. Os diferentes habitats que esses animais ocupam em diferentes estágios de vida também podem influenciar tais características, pois indivíduos juvenis são geralmente encontrados em associação com raízes da vegetação ripária (observações pessoais; Vênancio & Leme, 2010), enquanto indivíduos adultos raramente são encontrados nessa região, sendo uma das possíveis causas da variação do formato de adultos e juvenis.

Esse estudo fornece informações importantes relacionadas ao uso da morfometria geométrica para avaliar as diferenças entre machos e fêmeas, sendo o primeiro a utilizar essa ferramenta para *T. fluviatilis*. Baseado nos resultados apresentados, podemos afirmar que há diferenças no formato da carapaça e nos quelípodos de machos e fêmeas, indicando diferentes necessidades para cada sexo, e também, que a trajetória ontogenética de ambos os sexos é distinta da fase juvenil para a adulta.

5. REFERÊNCIAS

- Abello, P., Pertierra, J. P. & Reid, D. G. (1990). Sexual dimorphism, relative growth and handedness in *Liocarcinus depurator* and *Macropipus tuberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Scientia Marina*, 54, 195-202.
- Adam, C. L.; Marochi, M. Z. & Masunari, S. (2018) Ontogenetic shape changes and sexual dimorphism in *Aegla marginata* Bond-Buckup and Buckup, 1994. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 1521-1532.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. (2013). A Field Comes of Age: Geometric Morphometrics in the 21st Century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24, 7–14.
- Alarcon, D. T., Leme, M. H. A. & Cobo, V. J. (2002). Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, northern coast of São Paulo state, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea*, 179-182.

- Alencar, C. E. R. D., Lima-Filho, P. A., Molina, W. F. & Freire, F. A. M. (2014). Sexual Shape Dimorphism of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) Accessed through Geometric Morphometric. *The Scientific World Journal*, 8.
- Caravello H. E. & Cameron G. N. (1987). Foraging time allocation in relation to sex by the gulf coast fiddler crab (*Uca panacea*). *Oecologia*. 72, 123-126.
- Davanzo, T. M., Taddei, F. G., Hirose, G. L. & Costa, R. C. (2016). Sexual maturity, handedness and sexual dimorphism of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in southeastern Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42, 269-279.
- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 659-687.
- Gomides, S. C., Novelli, I. A., Santos, A. O., Brugiolo, S. S. S. & Sousa, B. M. (2009). Novo registro altitudinal de *Trichodactylus fluviatilis* (Latreille, 1828) (Decapoda, Trichodactylidae) no Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 31, 327-330.
- Hartnoll, R. G. (1969). Mating in Brachyura. *Crustaceana*, 16, 161–181.
- Hartnoll R.G. (1974) Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 27, 131-136.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In Marcus L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor G. J. P. & Slice D. E. (eds) *Advances in morphometrics*. New York, NY: Springer Press, 23-49.
- Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 79-123.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226, 113-137.
- Lima, D. J. M., Cobo, V. J., Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. P., & Fransozo, V. (2013). Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 57, 105-112.
- Liu, C. H. & Li, C. W. (2000). Reproduction in the fresh-water crab *Candidiopotamon rathbunae* (Brachyura: Potamidae) in Taiwan. *Journal of Crustacean Biology*, 20, 89-99.
- Magalhães, C. (2003). Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In Melo, G. A. S. (Eds.). *Manual de identificação dos crustáceos decápodos de água doce do Brasil* (pp. 143- 287). São Paulo: Loyola.

- Marochi, M. Z., Trevisan, A.; Gomes, F. B. & Masunari, S. (2016). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia, Série Zoologia [online]*, 106.
- Marochi, M., Costa, M., Leite, R. D., Da Cruz, I. & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-14.
- Martins, S. B. (2018). Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Universidade Federal do Paraná.
- Nalesso, R.C. (2004). Os decápodes Brachyura e Anomura da Estação Ecológica Juréia-Itatins, 189-197. In Estação ecológica Juréia-Itatins – ambiente físico, flora e fauna, (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Ribeirão Preto: Editora Holus.
- Ng, P. K. L., Guinot, D. & Davie, P. J. F. (2008). Systema Brachyurorum: Part 1. An annotated checklist of extant Brachyuran crabs of the world. *Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1-286.
- Parvizi, E., Naderloo, R., Keikhosravi, A. & Schubart, C. D. (2017). Life history traits and patterns of sexual dimorphism in the freshwater crab *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from the western Alborz Mountains, Iran. *Journal of Crustacean Biology*, 37, 323–331.
- Peixoto, P. E. C., Figueiredo R. R. & Lima D. P. (2005). Relações alométricas no caranguejo *Trichodactylus ehrhardti* (Crustacea: Decapoda) de uma lagoa em floresta de igapó: existe evidência de competição intra-sexual nos machos? *INPA*.
- Pescinelli, R. A., Pantaleão, J. A. F., Davanso, T. M. & Costa, R. C. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) from west central São Paulo State, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58, 108-114.
- R Development Core Team (2016) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
- Rohlf, F. J. (2010) *Tpsdig, ver. 2.16: a program for digitizing landmarks and outlines for geometric morphometrics*. [Online]. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rufino, M., Abelló, P. & Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans, *Italian Journal of Zoology*, 71, 79-83.

- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 419-461.
- Silva, T. R., Rocha, S. S. & Costa, E. M. Neto. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia*, 31, 20–27.
- Souza-Carvalho, E. A., Magalhães, C. & Mantelatto, F. L. (2017). Molecular phylogeny of the *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura: Trichodactylidae) species complex. *Journal of Crustacean Biology*, 1–8.
- Taddei, F. G., Davanzo, T. M., Castiglioni, L., Herrera, D. R., Fransozo A. & Costa R. C. (2015). Population structure, recruitment, and mortality of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) in Southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59, 189-199.
- Tina, F. W., Jaroensutasinee, M. & Jaroensutasinee, K. (2015). Effects of sexual dimorphism and body size on feeding behaviour of the fiddler crab, *Uca bengali* Crane, 1975. *Crustaceana*, 88, 231-242.
- Venâncio, F. A. & Leme, M. H. A. (2010). The freshwater crab *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi, 1886) (Decapoda, Trichodactylidae) associated with roots of *Hedychium coronarium* Koenig (Zingiberaceae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5, 501-507.
- Williner, V., Torres, M. V., Carvalho D. A. & König N. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys*, 457, 159-170.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O valor obtido para o início da maturidade sexual morfológica (MSM) para a população de *Trichodactylus fluviatilis* estudada (17,06 mm LC para machos e 17,00 mm LC para fêmeas) é semelhante ao encontrado no estudo de Lima et al. 2013, porém, difere do encontrado em outras populações brasileiras, indicando que a MSM está relacionada a fatores ambientais e pressões seletivas únicas a cada população, e não deve ser levada em consideração para descrever um padrão para a espécie. Outra hipótese para essas variações está relacionado ao complexo de espécies estudado por Souza-Carvalho et al. 2017 em *T. fluviatilis*, indicando que essas populações podem se tratar de diferentes linhagens evolutivas.

O padrão encontrado nas relações alométricas positivas entre o comprimento do própodo do maior quelípodo (PMAQ) e a largura do abdômen (LA) com relação a largura da carapaça (LC) é comum em caranguejos braquiúros, onde machos investem mais energia no crescimento do maior quelípodo, e as fêmeas num maior alargamento do abdômen, e essas características estão relacionadas principalmente a um maior sucesso reprodutivo em ambos os sexos.

A utilização das dimensões PMAQ e LA são as mais utilizadas para caranguejos braquiúros, tanto continentais como marinhos, indicando que as mesmas são adequadas para a determinação da MSM.

Esse trabalho foi o primeiro a utilizar a técnica da morfometria geométrica para o estudo de dimorfismo sexual e trajetória ontogenética da espécie, mostrando que houve diferenças significativas tanto no formato da carapaça como de ambos os quelípodos. A trajetória ontogenética de machos e fêmeas é distinta, indicando diferentes necessidades reprodutivas para ambos os sexos.

Através de observações durante as coletas foi possível distinguir o habitat de juvenis e adultos de *T. fluviatilis*, sendo os juvenis encontrados em associação com as raízes da vegetação ripária, e os adultos em tocas nas margens do rio, indicando claramente uma repartição espacial entre estas categorias demográficas.

Mais estudos também são necessários para determinar as linhagens evolutivas de *T. fluviatilis*, principalmente devido ao fato de estudos mostrarem se tratar de um complexo de espécies, pois, devido a rápida degradação do meio ambiente causado por alterações antrópicas, essa diversidade pode nunca ser devidamente conhecida.

REFERÊNCIAS GERAIS

- Abello, P., Pertierra, J. P. & Reid, D. G. (1990). Sexual dimorphism, relative growth and handedness in *Liocarcinus depurator* and *Macropipus tuberculatus* (Brachyura: Portunidae). *Scientia Marina*, 54, 195-202.
- Adam, C. L.; Marochi, M. Z. & Masunari, S. (2018) Ontogenetic shape changes and sexual dimorphism in *Aegla marginata* Bond-Buckup and Buckup, 1994. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 1521-1532.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. (2013). A Field Comes of Age: Geometric Morphometrics in the 21st Century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24, 7–14.
- Alarcon, D. T., Leme, M. H. A. & Cobo, V. J. (2002). Population structure of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) in Ubatuba, northern coast of São Paulo state, Brazil. *Modern Approaches to the Study of Crustacea*, 179-182.
- Alencar, C. E. R. D., Lima-Filho, P. A., Molina, W. F. & Freire, F. A. M. (2014). Sexual Shape Dimorphism of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) Accessed through Geometric Morphometric. *The Scientific World Journal*, 8.
- Caravello H. E. & Cameron G. N. (1987). Foraging time allocation in relation to sex by the gulf coast fiddler crab (*Uca panacea*). *Oecologia*. 72, 123-126.
- Chagas, G. C., Brossi-Garcia, A. L., Menegário, A. A., Franchi, M., Pião, A. C. S. & Govone, J. S. (2009). Use of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* to biomonitoring Al and Mn contamination in river water. *HOLOS Environment*, 9, 289.
- Climate-Data.Org. Clima Agudos do Sul. Disponível em < <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/parana/agudos-do-sul-313385/>>. Acesso em 10 de dez. de 2018.
- Davanso, T. M., Taddei, F. G., Hirose, G. L. & Costa, R. C. (2016). Sexual maturity, handedness and sexual dimorphism of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in southeastern Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42, 269-279.
- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 659-687.
- Gherardi, F. & Micheli, F. (1989). Relative growth and population structure of the freshwater crab, *Potamon potamios palestinesis*, in the dead sea area (Israel). *Israel Journal of Zoology*, 36, 133-145.
- Gomides, S. C., Novelli, I. A., Santos, A. O., Brugiolo, S. S. S. & Sousa, B. M. (2009). Novo registro altitudinal de *Trichodactylus fluviatilis* (Latreille, 1828) (Decapoda, Trichodactylidae) no Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 31, 327-330.

- Hartnoll, R. G. (1969). Mating in Brachyura. *Crustaceana*, 16, 161–181.
- Hartnoll R.G. (1974) Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 27, 131-136.
- Hartnoll, R. G. (1982). Growth. In Bliss, DE, editor. The biology of Crustacea: embryology, morphology and genetics. *New York: Academic Press*. 111–196.
- Hartnoll, R. G & Gould, P. (1988). Brachyuran life history strategies and the optimization of egg productions. *Symposia of the Zoological Society of London*, 559, 1–9.
- Herrera, D. R., Davanzo, T. M., Costa, R. C., & Taddei, F. G. (2013). The relative growth and sexual maturity of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* (Brachyura, Trichodactylidae) in the northwestern region of the state of São Paulo. *Iheringia Série Zoologia*, 103, 232-239.
- IBGE, Censo Agropecuário 2017 - Resultados preliminares. Disponível em < <https://cidades.ibge.gov.br/brasil/pr/agudos-do-sul/pesquisa/24/76693>>. Acesso em 12 de dez. de 2018.
- Kalate, A., Keikhosravi, A., Naderloo, R., Hajjar, T. & Schubart, C. D. (2018) Morphometric characterization of the freshwater crab *Potamon elbursi* Pretzmann, 1962 in the Caspian Sea and Namak Lake hydrographic systems. *Journal of Crustacean Biology*, 38, 91–100.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. In Marcus L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor G. J. P. & Slice D. E. (eds) *Advances in morphometrics*. New York, NY: Springer Press, 23-49.
- Klingenberg, C. P. (1998). Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 79-123.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
- Klingenberg, C. P. (2016). Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226, 113-137.
- Lima, D. J. M., Cobo, V. J., Alves, D. F. R., Barros-Alves, S. P., & Fransozo, V. (2013). Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 57, 105-112.
- Lima-Gomes, R. C. (2017). Análise filogenética dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura) com base no estudo morfológico-anatômico do esqueleto gástrico. Tese de Doutorado, INPA, Manaus.
- Liu, C. H. & Li, C. W. (2000). Reproduction in the fresh-water crab *Candidiopotamon rathbunae* (Brachyura: Potamidae) in Taiwan. *Journal of Crustacean Biology*, 20, 89-99.

- Magalhães, C. (1991). Revisão taxonômica dos caranguejos dulcícolas da família Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Magalhães, C. (2003). Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In Melo, G. A. S. (Eds.). *Manual de identificação dos crustáceos decápodos de água doce do Brasil* (pp. 143- 287). São Paulo: Loyola.
- Magalhães, C. (2016). Avaliação dos Caranguejos tricodactídeos (Decapoda: Trichodactylidae). In Pinheiro, M.A.A. & Boos, H. (Org.). Livro Vermelho dos Crustáceos do Brasil: Avaliação 2010-2014. Porto Alegre, RS: *Sociedade Brasileira de Carcinologia - SBC*, 466 p.
- Marochi, M. Z., Trevisan, A.; Gomes, F. B. & Masunari, S. (2016). Dimorfismo sexual em *Hepatus pudibundus* (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Iheringia, Série Zoologia [online]*, 106.
- Marochi, M., Costa, M., Leite, R. D., Da Cruz, I. & Masunari, S. (2018). To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenetic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-14.
- Martins, S. B. & Masunari, S. (2013). Relative growth in the fiddler crab *Uca uruguayensis* Nobili, 1901 (Brachyura, Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*. 21, 35-41.
- Martins, S. B. (2018). Estratégia reprodutiva e variabilidade morfológica e genética dos caranguejos chama-maré *Leptuca leptodactyla* (Rathbun, 1898) e *Minuca mordax* (Smith, 1870) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) ao longo da costa do Brasil. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Universidade Federal do Paraná.
- Micheli, F., F. Gherardi & M. Vannini. (1990). Growth and reproduction in the freshwater crab, *Potamon fluviatile* (Decapoda, Brachyura). *Freshwater Biology*, 23, 491–503.
- Mossolin, E. C. & Mantelatto, F. L. (2008). Taxonomic and distributional results of a freshwater crab fauna survey (Family Trichodactylidae) on São Sebastião Island (Ilhabela), South Atlantic, Brazil. *Acta Limnologica Brasileira*, 20, 125-129.
- Nalesso, R.C. (2004). Os decápodes Brachyura e Anomura da Estação Ecológica Juréia-Itatins, 189-197. In Estação ecológica Juréia-Itatins – ambiente físico, flora e fauna, (O.A.V. Marques & W. Duleba, eds.). Ribeirão Preto: Editora Holus.
- Ng, P. K. L., Guinot, D. & Davie, P. J. F. (2008). Systema Brachyurorum: Part 1. An annotated checklist of extant Brachyuran crabs of the world. *Raffles Bulletin of Zoology*, 17, 1-286.
- Parvizi, E., Naderloo, R., Keikhosravi, A. & Schubart, C. D. (2017). Life history traits and patterns of sexual dimorphism in the freshwater crab *Potamon ibericum* (Bieberstein, 1809) (Decapoda: Brachyura: Potamidae) from the western Alborz Mountains, Iran. *Journal of Crustacean Biology*, 37, 323–331.

- Peixoto, P. E. C., Figueiredo R. R. & Lima D. P. (2005). Relações alométricas no caranguejo *Trichodactylus ehrhardti* (Crustacea: Decapoda) de uma lagoa em floresta de igapó: existe evidência de competição intra-sexual nos machos? *INPA*.
- Pescinelli, R. A., Pantaleão, J. A. F., Davanzo, T. M. & Costa, R. C. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* Latreille 1828 (Decapoda, Trichodactylidae) from west central São Paulo State, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 58, 108-114.
- Pezzuto, P. R. (1993). Regrans: a "basic" program for an extensive analysis of relative growth. *Atlântica*, 15, 93-105.
- Pinheiro, M. A. A. & Hattori, G. Y. (2006). Relative growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 813-823.
- Pralon, B. G. N., Pinheiro, J. S., Damasceno, V. E. S., Cavalcante, J. G. F. & Alves D. F. R. (2019). Relative growth and onset of morphological sexual maturity of the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* in a river of the Caatinga of northeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 63, 23-29.
- R Development Core Team (2016) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0.
- Rohlf, F. J. (2010) *Tpsdig, ver. 2.16: a program for digitizing landmarks and outlines for geometric morphometrics*. [Online]. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rosenberg, M.S. (1997). Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology*, 17, 52-59.
- Rostant, L. V., Alkins-Koo, M. & Maitland, D. P. (2008). Growth and Maturity in the Manicou Crab *Eudaniela garmani* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Trinidad, West Indies. *Journal of Crustacean Biology*, 28, 485-493.
- Rufino, M., Abelló, P. & Yule, A. B. (2004). Male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda, Brachyura): An application of geometric morphometric analysis to crustaceans, *Italian Journal of Zoology*, 71, 79-83.
- Segadilha, J. & Silva-Soares, T. (2015). Necrophagy on *Rhinella ornata* (Anura: Bufonidae) by the crab *Trichodactylus fluviatilis* (Crustacea: Trichodactylidae) in Atlantic Rainforest mountains of state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 8, 429-431.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, 419-461.

- Silva, T. R., Rocha, S. S. & Costa, E. M. Neto. (2014). Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia*, 31, 20–27.
- Souza-Carvalho, E. A. (2013). Variabilidade genética e morfológica em populações de *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura, Trichodactylidae). Dissertação de Mestrado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.
- Souza-Carvalho, E. A., Magalhães, C. & Mantelatto, F. L. (2017). Molecular phylogeny of the *Trichodactylus fluviatilis* Latreille, 1828 (Brachyura: Trichodactylidae) species complex. *Journal of Crustacean Biology*, 1–8.
- Spani, F. & Scalici, M. (2016). Allometric Sexual Dimorphism in the River Crab *Potamon fluviatile* (Brachyura: Potamidae), *Journal of Crustacean Biology*, 36, 274–278.
- Taddei, F. G., Davanzo, T. M., Castiglioni, L., Herrera, D. R., Fransozo A. & Costa R. C. (2015). Population structure, recruitment, and mortality of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) in Southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59, 189-199.
- Tina, F. W., Jaroensutasinee, M. & Jaroensutasinee, K. (2015). Effects of sexual dimorphism and body size on feeding behaviour of the fiddler crab, *Uca bengali* Crane, 1975. *Crustaceana*, 88, 231-242.
- Torres, M. V., Collins, P. A., Giri, F. (2014). Morphological variation of freshwater crabs *Zilchiopsis collastinensis* and *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae) among localities from the middle Paraná River basin during different hydrological periods. *ZooKeys*, 457, 171–186.
- Venâncio, F. A. & Leme, M. H. A. (2010). The freshwater crab *Trichodactylus petropolitanus* (Goeldi, 1886) (Decapoda, Trichodactylidae) associated with roots of *Hedychium coronarium* Koenig (Zingiberaceae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5, 501-507.
- Waiho, K., Fazhan, H., Baylon, J. C., Madihah, H., Noorbaiduri, S., Ma H. & Ikhwanuddin, M. (2017). On types of sexual maturity in brachyurans, with special reference to size at the onset of sexual maturity. *Journal of Shellfish Research*, 36, 807-839.
- Williner, V., Torres, M. V., Carvalho D. A. & König N. (2014). Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys*, 457, 159-170.
- Yeo, D.C.J., Ng, P.K.L., Cumberlidge, N., Magalhães, C., Daniels, S.R. & Campos, M.R. (2008). A global assessment of freshwater crab diversity (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Hydrobiologia*, 595, 275–286.

Zelditch, M. L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. E Fink, W. L. (2004). Geometric morphometrics for biologists - a primer. *Boston: Elsevier Academic Press*. 443 p.

APÊNDICE 1

Tabela 1. Maturidade sexual morfológica de espécies de Brachyura de água doce. LC = largura da carapaça; LA = largura do abdômen; CC = comprimento da carapaça; CP = comprimento do própodo; CG = comprimento do gonópodo; F = fêmea; M = macho.

Família	Espécie	Sexo	Início da MSM (mm LC)	LC min.	LC máx.	Indicador	Referência
Potamidae	<i>Potamon fluviatile</i>	M	35	5*	55*	LA/CC	Micheli et al. (1990)
		F	35	5*	50*	CP/CC	* Spani & Scalici (2016)
	<i>Potamon elbursi</i>	M	35,48	17,4	55,1	-	Kalate et al. (2018)
		F	31,62	21,4	49,8	-	
Pseudothelphusidae	<i>Potamon ibericum</i>	M	23,9	6,8	37,6	LA/CC	Parvisi et al. (2017)
		F	20,02	9,8	30,7	CP/CC	
	<i>Eudaniela garmani</i>	M	48	9,5	59,3	LA/LC	Rostant et al. (2008)
		F	67	8	72,3	CP/CC	
Trichodactylidae	<i>Trichodactylus borellianus</i>	M	6,6	2,9	10,4	LA/LC	Williner et al. (2014)
		F	6,9	2,7	12,4	CG/LC	
	<i>Trichodactylus petropolitano</i>	M	25	10,4	29,1	LA/LC	Venâncio & Leme (2010)
		F	23	10,4	29,2	LA/LC	
	<i>Trichodactylus fluviatilis</i>	M	17,06	7,3	31,9	LA/LC	Presente estudo
		F	17	7,3	35,6	CP/LC	
	<i>Sylviocarcinus pictus</i>	M	30,82	14,4	45	LA/LC	Pralon et al. (2019)
		F	28,63	18,2	40,3	CP/CC	
	<i>Dilocarcinus pagei</i>	M	38,2	13,3	53,2	LA/LC	Herrera et al. (2013)
		F	39,4	13,5	58,3	CP/LC	